R. College of Surgeon
from the au
(2

ZUR KENNTNIS

DER HISTOGENESE

UND

DES WACHSTUMS DER RETINA

VON

CARL M. FÜRST

LUNDS UNIVERSITETS ÅRSSKRIFT. Band 40. Afdeln. 1. N:r 1.
KONGL. FYSIOGRAFISKA SÄLLSKAPETS HANDLINGAR. Band 15. N:r 1.

ZUR KENNTNIS

DER HISTOGENESE UND DES WACHSTUMS DER RETINA

VON

CARL M. FÜRST

(AUS DEN HISTOLOGISCHEN INSTITUTE DER UNIVERSITÄT LUND.)

MIT 3 TAFELN UND 13 TEXTFIGUREN.

LUND 1904
E. MALMSTRÖMS BUCHDRUCKEREI

Digitized by the Internet Archive
in 2016

https://archive.org/details/b22416079

Die Arbeiten der Babuchin, Koganeï und gewissermassen auch die Cajals bezeichnen jede für sich eine Epoche in unserer Kenntnis der Histogenese der Retina.

Bahnbrechend, eingehend und grösstenteils noch jetzt wertvoll sind die Beobachtungen von Babuchin (1863). Nach ihm ist, im Gegensatz zu der früheren Remakschen Ansicht, die Bildung der Stäbchen die letzte Erscheinung in der Entwicklung der Retina. Die Körperchen, aus denen die Müllerschen Fasern hervorgehen, sind die ersten, welche unter der ganzen Zellenmasse sich als eigenartige Bildungen kenntlich machen. An den Vermehrungsvorgängen, denen die übrigen Körperchen unterworfen sind, beteiligen sie sich nicht.

Bei 5- bis 6-tägigen Hühnerembryonen sind die Ganglienzellen ausgebildet und schon bei 7-tägigen ist eine Nervenfaserschicht entwickelt. Babuchin findet nun, dass die letztere aus den Fortsätzen der Ganglienzellen und wohl auch durch Hervorwachsen der Fasern des Nervus opticus entsteht. Nach seinen Untersuchungen geht die Sonderung der inneren und äusseren Körnerschicht der Molekular- und Zwischenkörnerschicht so wie die erste Bildung der Stäbchen bei Froschlarven beinahe gleichzeitig vor sich; nur die ersten Spuren der Molekularschicht zeigen sich etwas früher als alle anderen. Die Sonderung beginnt bei allen Tieren am hinteren Teile der Augenblase und setzt sich allmählich nach vorn bis zum vorderen Rande hin fort.

Er beobachtet, dass man die Stelle, wo die künftige Molekularschicht später abgelagert werden wird, infolge gewisser Erscheinungen genau angeben kann und dass die Molekularschicht *schichtenweise* wachsen muss. — Die abgesonderte innere Körnerschicht besteht in der ersten Zeit nicht ganz aus runden Zellen; solche Zellen liegen nur an den Grenzen der Schicht, in ihrem Inneren aber finden sich noch spindelförmige Zellen. Babuchin sagt, dass alle sogenannten Körner der inneren Körnerschicht bei Embryonen leicht als wirkliche Zellen zu erkennen sind, und fügt später dazu, dass es an der Zeit wäre den ihnen mit Unrecht beigelegten Namen fernerhin nicht mehr zu gebrauchen.

Er hebt auch hervor, dass aus den Zellen, welche die Aussenseite der primären Retina bilden, und aus denen sich die äussere Körnerschicht bildet, auch

die Stäbchen und Zapfen hervorgehen. Er stellt sich auf den Standpunkt Heinrich Müllers, bei dem er seine Untersuchungen gemacht hat, sieht eine Identität der Stäbchen und Zapfen und ihrer Bestandteile sowohl in genetischer als in morphologischer Hinsicht und findet, dass ihre Körper während der Entwickelung am meisten einer Formveränderung unterliegen, die ganz von äusseren Umständen abhängt, nämlich von der Lage der primären Zelle.

In breitem Strom floss immerfort die Litteratur über die Retina und oft brachte sie wertvolle Arbeiten über die Entwicklung der speziellen Teile, besonders über die der Zapfen und Stäbchen (Max Schultze u. A.). Die Entstehung der retinalen Schichten war nur relativ wenig behandelt, bedeutungsvolle Beobachtungen waren doch auch hier geliefert worden. Babuchin hatte seine Untersuchungen an den Embryonen von Hühnern und Fröschen zu geringerem Teile auch an Kaninchen gemacht. Kupfer (1868) behandelte kürzlich die Entwicklung der Retina des Fischauges (Esox lusius und Blennius viviparus). Er findet, dass die erste Scheidung in der Masse der gleichartigen runden Zellen des inneren Blattes gleichzeitig an zwei Stellen erfolgt, »nämlich an der Innengrenze der Stäbchen- und Zapfenschicht und an der Aussengrenze der Nervenzellenschicht, dort als eine spaltförmige Linie, hier durch das Erscheinen der molekulären Schicht.» Die letztere geht in ihrer Entwicklung von den Nervenzellen aus. Die feine Spalte erscheint erst in der Gegend der hinteren Pole, erstreckt sich von da nach vorn, erreicht aber nie den vorderen Umschlagsrand. Er scheidet eine dreifache Lage runder Bildungszellen ab, aus denen die Zapfen und Stäbchen werden. Die innerste der drei Zellenlagen verändert sich erst, »indem die Zellen zylindrisch auswachsen, sich regelmässig aneinander fügen und das Ansehen einer wohlgeordneten Zylinderepithelschicht erlangen.» Diese Zylinderzellen sind nach Kupfer die Innenglieder der Zapfen. An ihrer gemeinschaftlichen innern Grenzfläche wird eine Cuticula gebildet (Kupfers Membrana limitans ext.). Die Zellen der dritten Lage sind zwischen den beiden übrigen Zelllagen eingeschaltet, aber nach aussen über »die Zellen der »zweiten Lage» hervorragend.» Sie verlängern sich noch aussen und werden zu den Stäbchenzellen. Die Elemente der zweiten Schicht fügen sich an das äussere Ende jeder Zylinderzelle in ihrer Verlängerung und spitzen sich nach aussen konisch zu, »während ihre dem Zylinder aufsitzende Basis sich abflacht und sich innig der Endfläche der Zylinderzellen anlagert.» Sie werden die konischen Aussenglieder der Zapfenkörper.

Würzburg (1876) hat die Entwicklungsgeschichte einiger Stadien des Säugetierauges bei Löwe studiert und tritt Babuchin in vielen Teilen entgegen ohne jedoch die Sache weiter zu führen. Er findet folgende Schichten sich aus den *Uranlagezellen* schon früh herausdifferenzieren, nämlich 1) das Tapetum, 2) eine Schicht dunkler Elemente, 3) eine Schicht heller Elemente, 4) eine fasrige Schicht. Später tritt dann nach seiner Auffassung die Schicht der Ganglienzellen hinzu dadurch, dass die innersten Zellen aus den hellen Elementen einen anderen Charakter annehmen.

Löwe (1878) setzt die Würzburgschen Untersuchungen der Entwicklung der Kaninchenretina fort und tritt noch mehr gegen Babuchin auf. Er erklärt sich,

wie Würzburg dafür, dass die Retina der Säuger sich diametral entgegensetzt der bei den Vögeln und Batrachiern beschriebenen Weise entwickeln müsse. Er rechnet das Auftreten einer besonderen Anlage für Zapfen- und Stäbchen-Aussenglieder zu den allerersten Erscheinungen in der Entwicklung der Retina. Die Anlage der Müller'schen Fasern gehören nach Löwe den späterten Perioden an. Nach innen »von den klaren Elementen, die in einzelliger Schicht unter einer »*Grenzlinie*« liegen, folgen die radiär angeordneten Uranlagezellen, aus denen die übrigen Schichten der Retina entstehen. Er kommt ebenfalls zu der Ansicht, dass die Aussenglieder zuerst gebildet werden und danach die Innenglieder, mit denen sie sich dann vereinen.

Ogneff (1881) kritisiert in einer kurzen Mitteilung die Löweschen Befunde und zeigt durch eigene Untersuchungen von verschiedenen Säugetieren doch vor allem von Kaninchen, dass der Bildungsprozess der Säugetierretina in derselben Ordnung und Weise, wie bei den Vögeln und Batrachiern, vor sich geht.

Der Altmannsche Satz, »dass die Zellvermehrung beim Embryo in allen epithelalen Organen nur von einer einheitliche Fläche ausgehe, nämlich von derjenigen, welche vom Mesoderm am weitesten abliegt,« war nicht nur auf Beobachtungen des zentralen Nervensystems sondern auch der Retina begründet. Altmann (1881) fand nämlich reichliche Kernteilungsfiguren auch in der proximalen Schicht des distalen Blattes der sekundären Augenblase oder in der Schicht des Blattes, die an den Zentralraum der primären Augenblase grenzt.

Diese Schicht ist dieselbe, die Koganeï (1884) »*die proliferierende Zellenlage*« nennt, und in welcher ausschlieslich auch nach ihm die Produktion neuer Zellen vor sich geht. Durch den regen Vermehrungsprozess entstehen die spindelförmigen Uranlagezellen. (Würzburg, Löwe). Sie stellen das nächste, jedoch in der primären Augenblase noch indifferente Bildungsmaterial für die einzelnen Retinaschichten dar. Koganeï findet wie früher Babuchin, dass die Histogenese der Retina mit der Trennung der indifferenten Uranlagezellen in die Elemente der Stützsubstanz und in die nervösen Elemente beginnt. »Die Differenzierung der embryonalen Netzhaut beginnt an der distalen Seite und schreitet proximalwärts successive vor ohne etwa eine Schicht zu überspringen. Die Differenzierung jeder einzelnen Schicht beginnt immer in der Nähe des Augenblasenstiels und setzt sich von hier nach der Peripherie zu fort. Er giebt auch an, dass der Vermehrungsprozess in der proliferierenden Zellenlage» mit dem Auftreten der Zwischenkörnerschicht aufhört, wobei die proliferierenden Zellen verschwinden und die Stäbchen zu erscheinen beginnen. Koganeï benennt die »Kontur der Netzhaut» nach Löwe die *Grenzlinie* bevor an der proximalen Fläche eine organisierte Begrenzungsschicht, eine Membrana limitans externa, vorhanden ist. — Seine Untersuchungen hatte Koganeï hauptsächtlich an Embryonen von Hühnern aber auch an solchen von Kaninchen und teilweise von Schweinen, Rindern, Katzen, Meerschweinchen und Menschen vorgenommen. Es sind also die ersten mehr umfassenden Untersuchungen an Säugetieren.

Bei den Embryonen von Tropidonotus natrix fand Merk (1885) — Altmanns und Koganeïs Beobachtungen bestätigend — die lebhafteste Zellenvermehrung in der äusseren Schicht des distalen Blattes der Retina.

Rauber (1886) giebt nach dem Befund eines 4 bis 5 mm langen Froschembryo an, dass die oft erwähnte Zellschicht, die den ursprünglichen Augenblasenventrikel begrenzt, als »*Prädilektionsschicht*» der retinalen Mitosen funktioniert. Dabei bilden jedoch die Mitosen in der zweitäusseren Schicht ein häufiges Vorkommnis, und auch weiter einwärts »sind Mitosen nicht gänzlich ausgeschlossen».

In der Arbeit »Die Mitosen im Zentralennervensysteme» (1887), behandelt Merk eigentlich nicht die Retina, findet es aber doch durch die Angaben von Rauber, Altmann, Koganeï und seine eigenen Beobachtungen zur Genüge dargetan, dass die Kernteilungsfiguren im distalen Blatte der Retina fast einzig und allein in einer Schicht auftreten.

In seiner Arbeit über Area und Fovea centralis retinæ beim menschlichen Foetus macht Chievitz (1887) auch Bemerkungen über die Entwicklung der menschlichen Netzhaut im allgemeinen. Bei einem 8-wöchigen Embryo sieht er, wie die Kerne chorioidalwärts bis nahe an den freien Rand des Epithels liegen. Vitrealwärts dagegen ist ein radiärgestreifter kernfreier Saum belegen. »In diesem Stadium gehen offenbar nicht alle Zellen durch die ganze Retinadicke, und namentlich fussen sie nicht alle auf der Mesodermunterlage, denn man kann bis 20 Kerne übereinander zählen, während die Strichelung im Basalsaume lange nicht eine entsprechende Dichtigkeit aufweist». Er vermutet, dass der Saum nur die Fussenden von solchen Zellen enthalte, die sich zu Müllerschen Fasern ausbilden. Er sieht zwei Schichten von Zellen, die eine mit runden Kernen, die Ganglienzellen, die andere mit ovalen Kernen. In der letzteren Schicht beobachtet er die proximalen runden Kerne der proliferierenden Zellen von Koganeï. Er verfolgt danach die Schichtdifferenzierung, die »von der vitrealen gegen die chorioideale Seite hin fortschreitet». Er bemerkt, dass in ihrer Anfang die Zwischenkörnerschicht (Embryo von 6 Monaten) sich nur als eine unregelmässige zackige Grenzlinie zeigt. Die Bildung der Molekularschicht schreibt er gegen Koganeï hauptsächlich den Spongioblasten mit ihren »recht grossen ramifizierten Zellenkörpern» zu. Chievitz schliesst sich der zuerst von Kölliker aufgestellten Ansicht an, dass die Stäbchen-Zapfen aus den Zellen der äusseren Körnerschicht entstehen, und spricht sich scharf gegen die Untersuchungen von Löwe aus. Er hält den gezähnelten Saum, der durch die sich hervorhebenden Stäbchen-Zapfenzellen entsteht, »für eine «Cuticula», welche an den äusseren Körnerzellen kurz vor dem Hervorwachsen der Stäbchen-Zapfen gebildet wird».

Falchi (1888) studiert die Histogenese der Retina und des Nervus opticus beim Kaninchen, Rind, Hund, Meerschweinchen und Menschen und kommt zur Überzeugung dass die Vermehrung der Elemente der Retina bei einigen Säugetieren (Kaninchen) bis zu 7 Tagen nach der Geburt anhält. Den Vorgang der Mitose bemerkt man, nach ihm, nicht nur in den Zellen der äusseren Oberflächenschicht der distalen Lamelle, sondern auch in den anderen Schichten dieser La-

melle, doch sind in der äusseren Oberflächenschicht die Mitosen zahlreicher als in anderen Schichten. Sie hören auf, sobald die Stäbchen ihren Entwicklungsprozess beginnen.

Die Altmannsche Entdeckung des Sitzes reger Teilungserscheinungen war, wie wir auch gesehen haben, von den Retinaforschern auf der ganzen Linie als richtig erkannt worden. Nur Falchi gab den in der übrigen Retina vorkommenden einzelnen Mitosen eine besondere Bedeutung. Diese Mitosenschicht hatte auch schon mehrere Namen bekommen. Ich habe oben erwähnt »die proliferierende Zellenlage» (Koganeï), »die Predilektionsschicht der retinalen Mitosen» (Rauber), und dazu kommt noch die Bezeichnung von Merk: »die germinative Schicht».

Die Autoren hatten sich, wie His (1889) bemerkt, bisjetzt eigentlich mehr mit dem Studium der Kernteilungsfiguren beschäftigt als mit der Entwicklung der zu den Kernen gehörigen Zellkörper. Durch His' bedeutungsvolle Arbeit über »die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark» erhielt die »Keimschicht» mit ihren von der Oberfläche freien »Keimzellen» in dem sich entwickelnden zentralen Nervensystem eine neue Bedeutung. Die Teilungsfiguren geben die Keimzellen an, und aus diesen Zellen entstehen die *Neuroblasten* in der innersten Schicht des Markrohres, und von da aus gehen sie sekundär in die äusseren Schichten der Wand über. Ramon y Cajal bestätigte mit der Golgischen Methode die Richtigkeit des Hisschen Befundes und Mall (1893) nimmt diesen zum Ausgangspunkt für seine Untersuchungen über die Histogenese der Retina bei Amblyostoma und Necturus.

Mall schildert bei diesen Tieren die frühe Entwicklung der Retina. Er zeigt wie die Spongioblasten frühzeitig auftreten und wie ihre Kerne zuerst nahe an der peripheren (proximalen) Fläche liegen, später aber zentralwärts d. i. distalwärts wandern. Der periphere Teil der Spongioblasten teilt sich in Fortsätze auf. Die periphere Zone der Retina wird von Kernen frei und entspricht dann dem Hisschen Randschleier des zentralen Nervensystems. Nachher fangen einige Kerne an nach dem freien Rande der Retina zu wandern. Der Innenteil der Retina ist im Zentrum seiner ganzen Dicke nach von Zellen erfüllt. Die Zellen, die in der germinativen Schicht entstehen, sind durch das feine Netzwerk der Spongioblastenfortsätze gezogen, und liegen jetzt unmittelbar hinter der Linse. Mall sagt, dass »in the Amphibians the retina is completed in its center before its area is very great and its further growth is by gradual addition to the periphery. In general, then, the ora serrata is its growing point, and here its growth is by means of the same steps as was the case in its center». Die Histogenese kann von vorn nach dem Zentrum der Retina zu studiert werden, wo sie am weitesten zur Entwicklung gekommen ist. Einige spezielle Untersuchungen oder Zeichnungen, die diese letzten Behauptungen beweisen, giebt Mall indessen nicht. Seine sämtlichen Abbildungen mit einer Ausnahme stammen aus früheren Stadien der Entwicklung und dienen also zu keiner näheren Erklärung der von ihm ausgesprochenen Ansicht.

Die Arbeiten von Dogiel und Cajal haben die Zellenelemente der Retina in eine ganz neue Beleuchtung gebracht, und besonders Cajal hat durch die Golgische

Methode — mit welcher zuerst Tartuferi (1887) die Retina untersuchte — uns einen vollen Begriff von der Ausbreitung der Fortsätze der Nervenzellen gegeben. Durch ihn werden auch die beiden plexiformen Schichten, die äussere und die innere retikuläre Schicht, wesentlich aufgeklärt. Seine genauere Schilderung des Niveauplexus, aus dem die innere plexiforme Schicht hauptsächlich besteht, ist von ganz spezieller Bedeutnng um die Entwicklung der Retina und der letzterwähnten Schicht zu verstehen.

In der von Richard Greef herausgegebenen deutschen Auflage der Cajalschen Schriften über die Retina der Wirbeltiere (1894) kommt eine neupublizierte Abteilung: »Die Entwicklung der retinalen Zellen» vor. So wie der Autor selbst sagt, gelang es ihm »nur, die Retina in einem Stadium zu untersuchen, in dem die innere plexiforme Schicht und die Ganglienzellenschicht sich schon differenziert zeigen; Färbungsversuche in früheren Stadien, z. B. zu der Zeit, wo die Körnerschichten sich ohne Demarkationslinie in die Ganglienzellenschicht fortsetzen, sind bisher noch von keinem Erfolg gekrönt worden». Er giebt auch keine Bilder von dem Oral- oder dem Randteile der Retina, die die frühere Entwicklung schildern könnten. Die Entwicklung der Stützzellen oder die Müllerschen Fasern hat er am besten verfolgen können. Er bestätigt mit seiner Methode die alte Beobachtung von Babuchin, dass die embryonale Retina spindelförmige Zellen besitzt, deren Fortsätze die beiden Oberflächen der Membran erreichen. Er zeigt wie der kernführende Zellkörperteil der Müllerschen Fasern in der ersten Zeit der Entwicklung durch alle Schichten der Retina zerstreut ist mit Ausnahme der Ganglienzellen- und der Optikusfaserschicht, dass er aber bei der fortschreitenden Verdickung und Differenzierung der Retina nach ihrem mittleren Teile, der späteren inneren Körnerschicht wandert.

Bei den Embryonen des Huhnes und der Eidechse findet Cajal, dass die Zerteilung des inneren oder tiefen Fortsatzes der Müllerschen Fasern in solchen, die absteigen, tiefer beginnt und später sich durch eine Art von longitudinaler Spaltung fortsetzt.

Die Ganglienzellen hat er bei einem Mäuseembryo gefärbt erhalten, bei dem die innere plexiforme Schicht nicht entwickelt war, und fand hier nicht nur einige allein mit Nervenfaserfortsätzen (den Optikusfasern), sondern auch einzelne, die ebenfalls einige kurze Dendriten zeigten. Diese letzteren teilen sich später nach aussen und bilden eine komplizierte, horizontale Verzweigung. Zu derselben Zeit erscheinen die amakrinen Zellen, und mit der Entwicklung ihres unteren Büschels beginnt die Bildung der inneren plexiformen Schicht. Cajal hat hauptsächlich die Hühnchenembryonen aber auch, wie erwähnt, Embryonen vom Kaninchen, Hunden, Mäusen sowie Eidechsen untersucht. Beim neugeborenen Kaninchen findet er schon zwei Typen von horizontalen Zellen.

Retzius (1894) hat Retinabilder der Embryonen von Hühnchen, Maus, Katze, Kaninchen und Mensch geschildert, um hauptsächlich Entwicklungsstadien der Müllerschen Fasern vorzuführen.

Aichel (1896) hat die Golgische Methode bei Untersuchungen der Lachsembryonen angewendet doch ohne frühere Stadien färben zu können. Die Aichelschen Bilder stimmen wohl mit den Cajalschen von anderen Tieren überein. Er zeigt noch mehr Formen von den Ganglienzellen und von den amakrinen Zellen und wie die Büschel dieser beiden Zellarten sich ausbreiten und an der Bildung der inneren plexiformen Schicht teilnehmen. Die Lachsembryonen, die von Aichel behandelt wurden, «waren nahe daran auszuschlüpfen, und besassen in diesem Fall ein Alter von 45 bis 55 Tagen». Der Autor fügt hinzu, dass man, wenn die Retina mit «gewöhnlichen Färbemitteln» tingiert wird, die Ansicht gewinne, dass sämtliche Schichten, welche Cajal bei der Retina erwachsener Teleostier beschreibt, schon vollkommen ausgebildet seien. Die Chromsilbermethode lehrt aber, dass nur die Optikusfaserschicht, die Schicht der Ganglienzellen und die innere molekuläre oder plexiforme Schicht »in ihren Lagen- und Grössenverhältnissen der Retina erwachsener Objekte entsprechen». Die innere Körnerschicht nimmt weitaus den grössten Teil der Retina ein, indem sie $2^1/_2$ mal so dick ist, als die innere plexiforme Schicht. Die äussere Körnerschicht besteht nur aus einem sehr schmalen Streifen und die Schicht der Stäbchen und Zapfen fehlt vollständig. Die mit Chromsilber imprägnierten Nervenfasern konnte Aichel von der Ganglienzelle in den Nervus Opticus bis zur Kreuzung verfolgen. Die horizontalen Zellen hat er ebenso wenig wie Cajal bei den erwachsenen Lachsen färben können.

Aus der umfangreichen Litteratur über die Zapfen und Stäbchen will ich hier die neuen Untersuchungen von Bernard (1900, 01, 02) kurz erwähnen. Dieser hebt hervor, dass die Zapfen der Amphibien keine definitiven Structuren sondern ganz einfach Entwicklungsformen in der Bildung neuer Stäbchen sind. Bernard findet wie früher Borysiekiewitz (1894), dass die Nuclei nach aussen nicht nur von der äusseren Körnerschicht in den Basalkörper der Zapfen, sondern auch von der inneren Körnerschicht durch die äussere plexiforme Schicht in die äussere Körnerschicht hineinwandern. Bernard betrachtet aber die Retina nicht als aus Zellen zusammengesetzt sondern als ein Syncytium, in dem die Nuclei in Schichten angeordnet sind. Die Stäbchen sind nicht Verlängerungen der Sehzellen, sondern »protrusions of the cytoplasm of the retinal syncytium, each at least in the Amphibia, dominated by a nucleus«. Die Quelle der Kerne, die die innere Körnerschicht fordert, um die äussere Körnerschicht mit Stäbchenkernen bei wachsender Retina zu versorgen, ist in dem Rande zu finden, dessen Aufgabe ist «to assume a stream of nuclei from the undifferentiated edges of the retina towards the base of the cup». Auf die Angaben Bernard's über die Zapfen der Fische werde ich unten zurückkommen.

Wenn auch kein Syncytium in Bernard's Sinne, besitzen doch die Zellen der Retina nach Hensen (1903) den intimsten Zusammenhang mit einander. Er bezieht nämlich auf die Retina seinen Satz: «Von jeder Ektodermzelle des Marks aus, kann jede andere Zelle desselben durch Verbindungswege erreicht werden». In Balkenverbindungen der Radiärfasern der vorderen Kommissur des Rückenmarks entste-

hen die Nervenfasern und machen sich frei. Hensen hat beobachtet, dass in der Retina die Nervenfasern »wie die Kommissurenfasern» gebildet werden und danach durch Teilung sowohl nach innen wie nach aussen sich vermehren.

In diesem Zusammenhange möchte ich erwähnen, wie Apathy eine Vermehrung der Neurofibrillen, wahrscheinlich durch Längspaltung, beobachtet, also in Übereinstimmung mit dem, was Hensen für die Nervenfasern annimmt. Gleichfalls möchte ich hier hervorheben, wie Bethe (1903) «es für wahrscheinlicher hält, dass die Dendriten ebensowenig von den Neuroblasten wie die Nervenfasern, dass sie vielmehr ebenso wie diese durch Differenzierung und Verdickung innerhalb des allgemeinen Plasmas des Zentralnervensystems entstehen».

Auf die umfassende Retinalitteratur, die auch in der letzten Zeit durch so viele bedeutungsvolle Arbeiten bereichert ist, kann ich hier nicht eingehen. Die Untersuchungen über die Entwicklung des Zentralnervensystems hat natürlicherweise eine indirekte und gewissermassen auch direkte Bedeutung für des Verständnis der Retina und ihrer Entwicklung. Doch will ich mich an dieser Stelle darüber nicht weiter auslassen.

Die eingehenderen Studien Apathys und Bethes über die Neurofibrillen und die fibrilläre Struktur der Nervenzellen haben neulich Embden (1901) zu Untersuchungen über die Fibrillen der Retinazellen veranlasst. Seine Untersuchungen sind hauptsächlich an der Retina des Pferdes gemacht und er hat reichliche Neurofibrillen in den horizontalen Zellen gefuuden. In den grossen Ganglienzellen traf er diese an, in den amakrinen Zellen in unbedeutender Masse, in den bipolaren Zellen und den Neuroepithelien dagegen konnte er Fibrillen nicht nachweisen.

Die Untersuchungen, von denen ich hier berichten will, sind an Lachsembryonen gemacht. Die Entwicklung der Retina bei den Fischen ist überhaupt noch sehr wenig behandelt obwohl gerade sie ein umfassenderes Interesse verdiente. Meine Absicht ist indessen hier nur einen Beitrag zur Kenntnis ihrer Histogenese und ihres weiteren Wachstums zu liefern.

Die Entwicklung der verschiedenen Schichten der Retina bei den Tieren ist im allgemeinen in chronologischer Folge an Embryonen von verschiedener Altersstufe studiert und jeweilig sind dann auch Angaben darüber beigefügt worden, zu welchem Zeitpunkte, und in welchem Zusammenhange die Schichten und Zellformen entstanden sind. Ich habe also, wie eben bemerkt, die Histogenese an Embryonen in verschiedenen Altersstadien untersucht, will aber zugleich auch die Histogenese näher im Zusammenhange mit dem Wachstum der Retina verfolgen und habe deshalb ein wenig weiter entwickelte Embryonen oder junge Lachse gewählt, die sämtliche Entwicklungsstadien oder richtiger so viele wie möglich auf einmal aufweisen. Die schon von Babuchin gemachte, von Kupffer angedeutete, von Ko-

GANEÏ und anderen Forschern besonders von MALL hervorgehobene Beobachtung, dass die Retina sich von ihrem Zentrum nach dem Rande zu entwickelt, muss als feststehende Tatsache betrachtet werden. Doch ist sie als solche, noch nicht nach Gebühr gewürdigt und weder deutlich und klar im Bilde veranschaulicht noch zum Ausgangspunkt einer Untersuchung über die Histogenese der Retina gemacht worden, wie sie es vor allem verdient hätte.

Ich habe Lachsembryonen und junge Lachse von verschiedenem Alter bis zu 150 Tagen alt und auch die Retina von erwachsenen Lachsen untersucht. Mein Material war in verschiedenen Flüssigheiten fixiert, doch habe ich die PERENYISCHE Flüssigheit für meine Zwecke am geeignetsten gefunden, und somit sind meine Untersuchungen hauptsächlich auf damit behandelten Präparaten basiert. Die Schnitten waren im wesentlichen allein mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, aber auch in Verbindung mit Orange gefärbt.

Bei Anwendung dieser Methode bekomme ich, besonders in einem Stadium, wo die Lachse ausgeschlüpft uud in ein kräftiges und schnelles Wachstum eingetreten sind, ein in gewissen Beziehungen sehr gutes Material für das Studium der Histogenese der Retina. Von jungen Lachsen, die etwa 70, 90 und 125 Tage alt waren, habe ich meine besten und anschaulichsten Präparate erhalten. Es ist jedoch wichtig wohl genährte, kräftig wachsende Embryonen zu verwenden, weil nicht nur deren Retina reichlichere Zellen in Teilung zeigen, sondern weil auch das nahe am Kerne unter besonderen Umständen gehäufte Protoplasma besser gefärbt werden kann. Überhaupt treten die Zuwachserscheinungen bei wohlgenährter Zucht lebhafter hervor. Die Lachsjungen sind also für die Histogenese- und die Wachstumsuntersuchungen sehr verschieden brauchbar.

Bei den Lachsembryonen in jüngeren Stadien, wo sie noch nicht frei sind, finde ich, so wie ALTMANN, KOGANEÏ, MERK, FALCHI, MALL u. a. bei den anderen Tierklassen gesehen haben, reichliche Mitosen in der proximalen Schicht des distalen Augenblattes. Schon bevor der Ventrikel der primären Augenblase geschlossen ist, ist diese proliferierende Schicht als eine besondere Keimschicht angedeutet.

Bei einem 18-tägigen Lachsembryo besteht noch eine primäre Augenblase. Das distale Epithelblatt ist jedoch in seinem Zentrum erhöht und besitzt hier vier bis sechs Kernreihen im Radius. Die zerstreuten Mitosen gehören der proximalen oder äusseren Kernreihe zu. Die übrigen Kerne sind von ovaler Form.

Die Embryonen von 30 Tagen zeigen die sekundäre Augenblase mit weiterem Augenblatte. Die Zellen sind überhaupt noch in vermehrter Zahl vorhanden; die sich teilenden Zellen sind im Zentrum der Retina reichlicher und fangen eine dichtere Keimschicht zu bilden an. Nach innen tritt die kernlose Schicht hervor. Gleich an dieser Schicht liegen Zellen mit runden Kernen in dem zentralen Teile der Retina. Sie bilden eigentlich keine zusammenhängende Schicht, kommen nur einzeln vor und hören bald randwärts (nach dem Umschlagsrande zu) ganz auf. Einige zentrale Zellen, deren Kerne nach aussen von den rundkernigen Zellen aus belegen sind, besitzen ausserhalb ihrer Kerne kegelförmige, dunkelgefärbte Proto-

plasmaanhäufungen, die in dieser Richtung zugespitzt sind. Die Zellen mit den ovalen Kernen sind mit protoplasmatischen Fortsätzen nach aussen und nach innen versehen. Die Zellen, die nach dem Rande der Retina zu gelagert sind, erstrecken sich deutlich von der einen Epithelfläche zur anderen. Weiter nach dem Zentrum zu sind die Zellkörper zu den beiden Flächen schwieriger zu verfolgen. Sämtliche Kerne der äusseren Reihe gehören zu Zellen, die gleichfalls einen Teil der Fläche ausmachen.

Die ganze Retina des noch nicht ausgeschlüpften 50-tägigen Lachsembryos (Taf. I Fig. 1) zeigt sich jetzt sehr vergrössert. Die Zellenanzahl im Zentrum ist bedeutend vermehrt. Die Kerne liegen nämlich hier in ungefähr zehn-zwölf Reihen. Die Keimschicht besteht immerhin an der ganze Aussenfläche. Die Keimzellen sind nach der Mitte der Retina zu zahlreicher und überall auf der Aussenfläche basiert (Fig. 1 und folgenden). Nach innen kann man in dem Randteile den inneren Protoplasmateil der Zellen bis zu der Innenfläche verfolgen; wenn man näher an das Zentrum kommt, ist dies dagegen durch die Zusammenpressung der Zellen nur auf kurze Strecken möglich. Man kann (z. B. Fig. 2 u. 3) Stellen treffen, wo das Protoplasma der Zellen sich deutlich aber jedoch nur faserförmig nach aussen und nach innen erstreckt, an dem Protoplasma einer anderen Zelle anliegt und allein oder zusammen mit den Protoplasmafasern anderer Zellen die eine oder die andere oder die beiden Grenzflächen des Blattes erreicht. Die Zellen nehmen oft (wie in Fig. 2) mit ihren Kernen und Zellkörpern eine bestimmte Anordnung ein, die veranschaulicht wie die Zellen durch nach einander folgende Teilungen einer Stammzelle, der Keimzelle, entstanden waren und successive seitwärts mit ihren Kernen nach innen, (in Fig. 3 nach innen und nach rechts, in Fig. 3 nach links) verschoben worden sind, doch ohne ihre Flächenverbindungen zu verlieren. Es ist natürlicherweise auf mehrreihigen Stellen des Augenblattes kaum möglich, wenigstens sehr selten, auf dünnen Schnitten, wo man ja gewiss die feinfaserige Zellenkörper noch wahrnehmen kann, die ganze lange Zelle von Fläche zu Fläche zu verfolgen.

Die bipolare Zellform (die spindelförmigen Zellen Babuchins) ist in diesem Stadium der Retina über die ganze Retina aber mit wechselnder Deutlichkeit, zu beobachten. Die Zellen, deren Kerne nahe an den Flächen liegen, fussen darauf. Die Zellen mit den inneren Kernen haben randwärts ovale Kerne, die dicht an der Innenfläche liegen; mehr zentralwärts tritt allmählig eine kernlose Innenzone auf. Der innerste Kern wird rund und wir können seine Zelle jetzt als Ganglienzelle erkennen. Die Kerne liegen wenigstens im Zentrum in zwei Lagen und randwärts davon in einer Reihe, bis sie allmählich aufhören. In dem zentralen Teile der Retina zeigen eine Reihe von Zellen mit ovalen Kernen, die ausser der zweiten Kernreihe der Ganglienzellen liegen, einen nach aussen gerichteten, zugespitzten dunkelgefärbten Protoplasmakegel.

Die Aussenfläche der Retina des 50-tägigen Embryos zeigt eine hexagonale Anordnung der Zellen, die in dem vorderen Randteile gleich am Umschlagsrande der

Augenblätter (Fig. 4) grössere Basen als ein wenig zentralwärts davon (Fig. 5) besitzen. Die Zentralkörperchen sind in den Platten der ruhenden Zellen wahrzunehmen. In den flachen Zellen des proximalen Augenblattes treffen wir hier spärliche Pigmentkörner.

Nachdem die Lachsembryonen ausgeschlüpft sind, wächst die Retina schneller. Die plexiformen Schichten sind jetzt im Bildung begriffen. In Fig. 6 Taf. I zeige ich einen grossen Teil der Retina eines 70-tägigen Lachses. Das mittlere Drittel ist hier viel dicker als die übrige Retina und besitzt jetzt eine deutliche Sehnervenfaserschicht. Die Ganglienzellenschicht besteht aus 3 bis 4 an runden Kernen und deutlichen Fortsätzen reichen Zellen.

Die innere plexiforme Schicht zeigt sich breiter nach der Mitte der Retina zu als randwärts. Nach aussen hin von dieser Schicht aus befindet sich die hohe innere Körnerschicht, wo man beinahe von Anfang an zwei konzentrische Abteilungen mit verschiedengeformten Kernen unterscheiden kann. Die innere Abteilung besitzt ungefähr drei Reihen von Kernen, die oval und chromatinärmer sind. Die Kerne haben wenigstens das Chromatin so verteilt, dass sie den Eindruck machen als seien sie dunkler als die der äusseren Abteilung dieser Schicht. Diese Abteilung besteht aus 4 bis 5 Kernreihen. Die Kerne sind hier überhaupt oval und mit ihren Längsachsen radial gestellt. Eine Ausnahme bildet die äusserste Kernreihe mit anfangs runden Kernen. Nach dem Zentrum der Retina werden diese Zellkerne oval mit ihren Längsachsen tangential gestellt.

Die äussere plexiforme Schicht ist noch nur wenig entwickelt. In ihrem Randteile ist sie nur liniär angedeutet. Sie streckt sich nicht so weit randwärts wie die innere plexiforme Schicht. Die Zapfen sind in diesem Stadium nur im Zentrum oder in dem axialen Teile der Retina in früher Entwicklung. Es geht indessen aus den Lageverhältnissen der verschiedenen Entwicklungsstufen bei dieser Retina am deutlichsten hervor, dass die Entwicklung nicht bei dem Stiel der Augenblase, d. h. hier bei dem Austritte des Sehnerven, beginnt, sondern, wie gesagt, in dem zentralen oder axialen Punkte des Augenblattes. Eine Beobachtung, die mit der von Chiewitz in seiner Arbeit: «Die Area und Fovea centralis retinæ beim menschlichen Foetus» besprochenen übereinstimmt, nämlich, dass die Bildung der Zwischenkörnerschicht nicht etwa von dem Opticuseintritt ausgeht, sondern von einer etwas lateral davon belegenen Stelle aus, welche dem Bereich der Macula lutea entspricht». Übrigens werde ich die Zapfen und Stäbchen mit ihrer Körnerschicht im Zusammenhange mit den verschiedenen Entwicklungsformen bei dem 125-tägige Lachsen beschreiben.

Wo die innere plexiforme Schicht beginnt, verschmälert sich randwärts die Retina bedeutend. An der Grenze der äusseren plexiformen Schicht fängt die Keimschicht an und erstreckt sich bis dahin, wo das distale Augenblatt aus einem einreihigen Zylinderepithel besteht. Bei gutem Material von wohlgenährten Lachsen sind die Keimzellen zahlreich. Ich habe sogar Lachse gesehen, bei denen die Endverbindungen der übrigen Zellen mit der äusseren Grenzfläche sehr dicht von den reich-

lichen Keimzellen in verschiedener Teilungsphasen zusammengepresst waren. Beinahe die ganze übrige Dicke dieses Randteils der Retina wird von dicht zusammengepackten Zellen mit ovalen Kernen eingenommen, die durch ihre zugespitzten nach innen gerichteten, reichliche Farbenmenge aufnehmenden Protoplasmakegel oft eine ganze Strecke sogar bis zu der inneren Grenzfläche verfolgt werden können. Die Sehnervenschicht ist mit zunehmender Dicke nach dem Zentrum zu beobachten und die Ganglienzellen kann man zuerst einzeln — von dem Rande aus gerechnet — als rundkernige Zellen in der innersten Schicht, dann in einfacher Reihe und schliesslich mehrgelagert erkennen. Hier sind sie deutlich durch ihre hellen, runden Kerne von den nach aussen liegenden Zellen differenziert. An der deutlich ausgebildeten plexiformen Schicht sind die zugespitzten Protoplasmakegel der letzterwähnten Zellen zentralwärts gerichtet.

Besonders beim Lachse in diesem Stadium habe ich schöne Präparate (Hæmatoxylin + Orange) bekommen, die den äussersten Flächenteil des Randstückes d. h. des undifferenzierten Teils der Retina in klarer eingehender Weise analysiert. Die vielen Keimzellen, die sich in ihrer Teilungsarbeit vergrössern, pressen die zwischenliegenden Enden der übrigen Zellen, so dass sie gleichsam schallbecherähnlich erweiterte Füsse bilden. Diese protoplasmatischen, mit Orange gelbgefärbten Fussenden sind radiär von nach innen laufenden, feinen Fasern gestreift. In ungefähr gleichem Abstand von der Fläche liegen auf den leichtgelben Fasern und in ihrer Richtung dunkelgefärbten Diplosomen. Wenn viele Diplosomen d. h. Zentralkörperchenpaare, in jedem Fussende vorkommen, wie die Figg. 7 und 8 zeigen, so ist es einleuchtend, dass die konusförmige Protoplasmapartie zwischen den Keimzellen nicht zu *einer* Zelle hört, sondern aus einem Bündel der Protoplasmaenden besteht, die, wie Figg. 3 und 4 vom vorigen Stadium andeuten, zu den Zellen hören, deren Kerne mehrreihig, nach innen in dem Augenblatte liegen und dorthin successive verschoben worden sind. Jedes Zentralkörperchenpaar durfte nämlich ein Zellindividuum repräsentieren. Also je grösser oder dicker diese Protoplasmapartieen sind, desto mehr Diplosomen bezw. Zellenden sind in der Zwischenraum zwischen den Keimzellen zu finden. Die mittleren Diplosomen im Bündelfusse haben ihre Reihenachse ganz radial, die nächst an der Keimzelle belegenen mehr tangential.

Die Figur 9 Tafel II zeigt den Randteil der Retina eines 90-tägigen Lachses. Die hier viel weiter fortgeschrittene Entwicklung giebt sich nicht am wenigsten dadurch kund, dass nur ein geringer Teil der Retina übrig ist, wo nicht die plexiformen Schichten gebildet sind. Die Keimschicht dieses Randteils ist natürlicherweise infolgedessen mehr beschränkt, zeigt jedoch eine relativ reichliche Menge von Keimzellen. Die Zellen mit den in der Mitte belegenen Kernen sind gehäuft und, wie es scheint, dicht an einander gepresst. Ihre nach innen zugespitzten farbetragenden Protoplasmakegel sind oft eine lange Strecke nach der Innenfläche zu zu verfolgen. Die innere Körnerschicht giebt in ihrem zuerst entstandenen Teile eine ganz bestimmte Andeutung von der dichten Zusammenpressung der Zellen. Die innersten Zellen

dieser Schicht, die gleich an der inneren plexiformen Schicht liegen, weisen durch die Richtung des gefärbten Kegels und der Längsachse ihres Kernes eine ganz tangentiale Stellung auf.

Die Figuren 18, 19, 20 sind nach demselben Schnitte gezeichnet und folgen nach einander vom Rande nach der Mitte. Sie stammen aus der Retina eines Lachses von 125 Tagen. Speziell in diesem ein wenig vorgerückten Stadium finde ich, dass ein solcher grosser Teil der Retina die beste Übersicht über die fortlaufende Entwicklung der Histogenese und des Wachstums der Retina giebt.

In Figur 18 ist der Randteil nicht viel verschieden von der entsprechenden Partie der 90-tägigen Lachsretina. Der undifferenzierte Retinateil ist kürzer. Die Keimschicht ist dementsprechend schmäler. Die Keimzellen sind aber hier reichlicher vorhanden.

Die Ganglienzellen sind auch hier durch ihre runden Kerne zu erkennen. Bei der ersten Andeutung der inneren plexiformen Schicht häufen sich die Ganglienzellen in mehreren Reihen, so sind sie in Fig. 18 sehr zusammengehäuft zu drei bis vier in radialer Dicke, in Fig. 19 links sind sie drei an Zahl, in Fig. 19 und in Fig. 20 dagegen zwei und ausnahmsweise drei in der Dicke. Sie zeigen deutlich den nach der Mitte der Retina gerichteten Nervenfaserfortsatz, der sich zuerst in nächster Nähe des Kernes als ein dickerer, zugespitzter und gefärbter Protoplasmakegel zeigt, der später dünner und kleiner wird. Die Ganglienzellen besitzen deutliche Dendriten, die in die plexiforme Schicht eingegangen sind.

Vergleichen wir die inneren plexiformen Schichten der drei Figuren mit einander, so finden wir wie sie zuerst schnell gegen die Mitte hin höher oder dicker werden, während sie später nach rechts hin (in Figg. 19 und 20) beinahe gleich dick bleiben. In dieser Schicht treffen wir in Fig. 18 eingeschlossene Zellen mit tangential gestellten Kernen und mit gefärbten nach der Mitte gerichteten und zugespitzten Protoplasmakegeln. Hier sind auch auf verschiedenen Niveaus konzentrische Faserstreifen zu sehen, die deutlich den bekannten Ausbreitungen der amakrinen Zellen und denen der Dendriten der Ganglienzellen entsprechen, welche, wie gesagt, Dogiel mit Hilfe der Ehrlichschen Methode nachgewiesen und Cajal u. A. mit Hilfe der Golgischen so schön bestätigt hat. Hier und da in der Schicht verlaufen radiäre nach der Mitte der Retina zu mehr und mehr solide Zellenfortsätze, die zu den Müllerschen Radiärfasern gehören.

So wie bei der Retina des 90-tägigen Lachses zeigt auch bei der des 125-tägigen die innere Körnerschicht in ihrem ersten Entstehen eine grosse Packung von Zellenkernen, die sehr kompakt an einander liegen. Es macht den Eindruck, als ob die ganze Zellenschicht zwischen den beiden s. g. plexiformen Schichten zusammengepresst worden sei. Die innersten und äussersten Zellkernenreihen, die an den plexiformen Schichten liegen, haben hier eine tangentiale Stellung eingenommen (Siehe auch Fig. 9), was gewissermassen auf einen Streit um den Raum oder auf relativ ungleiche Zuwachsverhältnisse der Retina hinzudeuten scheint.

Auf der rechten Seite in Fig. 18 sind schon mehrere Zellarten zu unterscheiden. Die innersten sind einzelne tangential gestellte Zellen, dann kommen Zellen mit ovalen chromatinarmen Kernen und relativ nicht so starkgefärbten Protoplasmakegeln, die nach innen gerichtet sind. Die Kerne dieser Zellen nehmen die Hälfte der Schicht ein. Beinahe die äussere Hälfte ist von ähnlichen Zellen, die jedoch mit chromatinreicheren Kernen und mit dunklergefärbten und mächtigeren Protoplasmakegeln versehen sind, bedeckt. Zuäusserst liegen, nach links in Fig. 18, Zellen mit runden Kernen in einfacher Schicht, nach rechts in derselben Figur, mit ovalen radiär zugeplattenen Kernen in doppelten Reihen. Folgen wir der inneren Körnerschicht in den Figg. 19 und 20 von links nach rechts, so verschmälert sie sich im Ganzen und die einzelnen Zellen haben, wie es scheint, einen besseren Raum bekommen. Die innersten Zellen ordnen sich, wie ihre Kerne andeuten, in einer Reihe an und ihre Kerne behalten ihre ovale Form. Die übrigen Zellen der inneren Hälfte besitzen nur für eine kurze Strecke (in Fig. 19 links) gefärbte Protoplasmakegel und ihre Kerne werden allmählich rund und grösser.

An der Grenze der beiden Hälften der inneren Körnerschicht treten jetzt die Kerne der Müllerschen Radiärfasern deutlich zu Tage. Besonders zwischen den Innenteilen der Radiärfasern liegen die grossen runden Kerne der bipolaren Zellen radiär in Reihen angeordnet.

Die Zellen der äusseren Hälfte dieser Schicht behalten länger ihren zugespitzen, dunkelgefärbten Protoplasmakegel und die ovale Form ihres Kernes. In Fig. 20 sehen wir jedoch, wie diese Kerne eine runde Form angenommen haben. Im Vergleich mit den Kernen der inneren Hälfte sind sie aber klein. Die äussersten horizontal oder tangential gestellten Zellen zeigen beinahe in der ganzen Fig. 19 doppelte Reihen mit grossen chromatinarmen Kernen. Nach rechts in Fig. 20 sind die Kerne dunkler und die Zellen besitzen einen nach der Mitte der Retina zu gerichteten, dunkelgefärbten Protoplasmateil. An den beiden Enden der ovalen oder abgeplatteten horizontalgestellten Zellen passieren die äusseren Teile der Radiärfasern.

In Fig. 18 ist eine äussere plexiforme Schicht eigentlich noch nicht zu sehen. Sie ist hier nur durch eine Grenzlinie zwischen dieser Schicht und den Sehzellen repräsentiert. Diese Linie ist randwärts nicht weit nach innen von den Keimzellen zu verfolgen. Allmählich nach rechts und in den folgenden Figuren 19 und 20 können wir eine geringe Dickenzunahme dieser Schicht wahrnehmen. In Fig. 20 ist die Schicht sehr gut entwickelt.

Der Anfang der äusseren Körnerschicht oder der Sehzellenschicht erscheint durch das Auftreten der erwähnten Grenzlinie gegen die innere Körnerschicht oder die horizontalen Zellen angezeigt. Die abgerundeten, gefärbten, inneren Enden der inneren Sehzellen stossen nicht an diese Linie. Sie sind von ihr getrennt durch die schmalen horizontalen Seitenfortsätze der dazwischenliegenden, hier nach oben zugespitzten ungefärbten Partien, auf die ich unten noch näher zu sprechen kommen werde. Die Grenzlinie ist in ihrem Beginn der äusseren Fläche näher belegen als später. Die Keimzellen sind vorher in sehr lebhafter Teilung begriffen und

Mitosen sind in der Regel ebenfalls sowohl ausserhalb als innerhalb des Niveaus dieser Grenzlinie, unmittelbar bevor sie wahrzunehmen ist und sogar gleich nach ihrem ersten Auftreten, zu beobachten (Taf. II, Figg. 11 und 18). Einige sich teilende Zellen gehören also der Sehzellenschicht an und liegen in einer Fortsetzung der Keimschicht, während die anderen nach innen in der Richtung der horizontalen Zellen der inneren Körnerschicht verschoben sind.

Die Zellkerne der äusseren Körnerschicht oder der Sehzellen liegen in zwei oder drei Reihen dicht an einander gepresst, wie die Figuren zeigen (Fig. 18, 12 u. m. a.). Sämtliche Kerne sind zuerst oval. Der innere Kernteil der inneren Zellen ist oft durch gefärbtes Protoplasma verborgen. Die äusseren Enden dieser Zellen erstrecken sich zwischen die äusseren Zellen der Schicht. Zwischen den beiden Kernen liegen noch einige Zellkerne die eine Zwischenreihe bilden, die weiterhin nach der Mitte der Retina zu besser hervortritt.

Die Zellen der äusseren Kernreihe haben nach innen einen scharf zugespitzten, gefärbten Protoplasmakegel. Ihre Kerne sind auch nach innen verschmälert und chromatinreicher. Die Kegelspitze liegt zwischen den inneren Zellen und begegnet einer entsprechenden äusseren Spitze der farblosen, nach aussen abgeplatteten, zuvor erwähnten Partien, die wie wir gleich sehen werden, die inneren Teile der Zellen mit den äusseren Kernen sind.

Der äussere Teil der Kernen dieser Zellen ist chromatinärmer und in den Zellen, die am weitesten randwärts in dieser Schicht liegen (Taf. II, Fig. 11), treffen wir in ihrem Protoplasmateile gleich an der Oberfläche der Zelle ein Zentralkörperchenpaar. Verfolgen wir die Zellen nach der Mitte der Retina, so sehen wir, wie das Protoplasma der Zellen mit den äusseren Kernen, sich allmählich über die Oberfläche oder die Linea (Membrana) limitans externa erhöht. Auf Fig. 18 und 19 sehe ich solche Bilder, doch habe ich die ersten Entwicklungsformen der äussersten Schicht und die Verhältnisse der Diplosomen am besten bei dem 70-tägigen Lachse beobachten können.

Fig. 12 zeigt einen Teil der Sehzellenschicht von Fig. 18 in starker Vergrösserung. Der Protoplasmaauswuchs oder der Protoplasmahügel trägt auf seinem äusseren Teile das Diplosoma. Auf der Fig. 18 finden wir, wie Fig. 13 in starker und Fig. 14 in noch stärkerer Vergrösserung zeigen, diese Auswüchse höher und in ihrem Aussenteile konkaviert, wodurch eine oder einige Spitzen nach aussen und oft seitwärts gerichtet sind. In der einen Spitze oder in der einzigen Spitze jedes Auswuchses ist nach aussen hin das Zentralkörperchenpaar belegen, und ein Faden geht von dem äusseren Zentralkörperchen frei aus.

Zwischen diesen höheren Auswüchsen der grossen Zellen treten dann kleinere Protoplasmaauswüchse hervor, die auch in ihren Spitzen ein Zentralkörperchenpaar haben. Ausserhalb dieser Stadien der Sehzellen sind die Pigmentzellen oft auf den Präparaten gleichsam ein wenig nach aussen verschoben und die erwähnten Bildungen werden deshalb hier oft frei gelegt und sind also nicht allzu schwierig zu untersuchen.

Weiter rechts in den Figg. 19 und 13 breiten sich die Protoplasmaauswüchse mehr aus und kommen in intimeren Zusammenhang mit den jetzt höher gewordenen Pigmentzellen, die auch in ihren inneren Teilen ein lockeres Aussehen zeigen. Noch weiter rechts (Fig. 13 rechts und Fig. 15) machen die Auswüchse den Eindruck, als ob sie nach innen zu in eine zusammenhängende, membranähnliche, doch nach aussen unebene Masse oder Schicht übergegangen wären. Aus dieser Schicht erheben sich noch einige unregelmässig angeordnete Hügel, deren Spitzen in den Pigmentzellen verschwinden oder sich mit den Pigmentzellen auf eine oder andere Weise verbinden. Bis in die Vertiefungen zwischen diesen Hügeln erstrecken sich auch die Pigmentzellen, hier treten sie mit mehr regelmässig radiär angeordneten Pigmentkörnerreihen auf. Die Pigmentkörnchen haben im inneren Teile der Pigmentzellen jetzt eine ovale oder spindelförmige Form angenommen. Weiter nach der Mitte der Retina zu wird die äussere Schicht gleichmässiger dick, doch weist sie Erhöhungen auf gegen die Pigmentzellen hin, die mit ihnen verbunden sind. Die Pigmentzellen sind höher und in ihrem Innern lockerer mit gegen die Sehzellenschicht radiär angeordneten Körnerreihen. Diese Pigmentkörnerreihen konzentrieren sich nach den erwähnten Verbindungsstellen zu.

Auf der äusseren Schicht treten jetzt neue, kleine, runde Erhöhungen oder begrenzte Hügel auf (Taf. II, Fig. 17), die sich auf meinen Präparaten durch anfangs schwach späterhin dunkler gefärbte Körner bemerkbar machen. Sie entsprechen in ihren Lagen genau den grossen Sehzellen mit den am weitesten nach aussen belegenen Kernen. Verfolgen wir diese gefärbten Kuppeln nach der Mitte der Retina hin, so erscheinen sie bald grösser, ein wenig zugespitzt und zugleich zusammen mit der darunterliegenden Zelle oder mit dem entsprechenden Zellteile nach aussen hin verschoben. Die Kerne dieser Zellen beginnen allmählich über die äussere Grenzlinie, Linea (Membrana) limitans externa, hinaus zu reichen. Die sogenannte Wanderung der Kerne ist durch Vergleich der Figg. 21, 22 und 27 mit einander gut dargestellt. Fig. 21 zeigt auch, dass die dunkelgefärbte Kuppel ein Teil der grossen Sehzellen ist, die sich jetzt deutlich als *Zapfenzellen* dokumentieren und also in der oberflächlichen, scheinbar homogenen, kutikulaähnlichen Schicht ihre Fortsetzung finden. Die basalen konusförmigen Bildungen, die wir in Fig. 12 als blasenförmige Partien zwischen den dunkelgefärbten, abgerundeten Enden der Sehzellen mit den nach innen belegenen Kernen kennen gelernt haben, scheinen hier in Fig. 22 deutliche Fortsätze der Zapfenzellen zu sein.

Verfolgt man fernerhin in Figg. 19 und 20 die Sehzellenformen von links nach rechts, so zeigt sich, wie die eben erwähnten dunkelgefärbten, abgerundeten Zellenden verblassen und sich verkleinern. Wir treffen in der Sehzellenschicht noch eine Kernreihe oder sie tritt vielmehr als solche besser hervor. Ihre Kerne nehmen die Mittelpartie der Schicht ein.

In Fig. 20 können wir verschiedene Innengliederformen von Zapfen und Stäbchen unterscheiden, die ich um sie besser demonstrieren zu können in Fig. 22 in stärkerer Vergrösserung wiedergegeben habe. Wir sehen hier Zapfen, die zwei und

zwei an einander liegen und die ich Paarzapfen nennen will, weil sie beide gleichgross sind, nahe an einander liegen, jede mit ihrem Kerne zu getrennten Zellen gehören und also ein Zapfenpaar bilden. Mit den Namen Doppelzapfen und Zwillingzapfen (Siehe v. Ebner (1902) u. A.) hat man andere Begriffe verbunden, so dass ich diese nicht anwenden kann, ohne zu Missdeutungen Anlass zu geben. In einem Zwillingzapfen sollen die Innenglieder verwachsen sein, und Guiseppe Levi (1900) vertritt neuerdings die Anschauung, dass die Doppelzapfen aus einer einzigen embryonalen Zelle entstanden seien. Nach anderen ist für sogenannte Doppelzapfen verschiedene Grösse erforderlich.

Die Paarzapfen sind schon in diesem Stadium die grössten in ihrer Art und gehören zu den grössten Sehzellen, deren Kerne am weitesten nach aussen angeordnet sind, und die nach innen zu in der Mitte der Schicht, wo die übrigen Zellenkerne liegen, sehr schmal sind und zuletzt in den kegelförmigen Endteilen ihren Abschluss finden. Weiter nach rechts wird dieser Endteil mehr und mehr abgeplattet, während sich der Verbindungsteil mit dem äusseren Zellteil mehr faserförmig verdünnt.

Das Innenglied des Zapfens besteht einerseits aus dem kernführenden Teile der Sehzelle, der ausserhalb der Linea limitans externa liegt und membranös abgegrenzt ist, anderseits aus einem anfangs langgestreckten, später mehr eiförmigen, stark gefärbten Teile, der von der ersteren aus nach aussen zu belegen ist. Nach aussen von diesem Teile aus fängt das ungefärbte Aussenglied an, das ich nicht weiter verfolgen kann, weil es noch dichter als die übrigen Teile von den Pigmentkörnerreihen umgeschlossen ist.

Zwei andere Zapfenformen sehen wir in Fig. 22. Es sind einzelne Zapfen, die durch ihre langen gefärbten Innenglieder ausgezeichnet sind. Dieser Teil kann entweder lang und ein wenig dicker sein und weiter nach aussen hin von der Linea limitans aus beginnen, die *Mittelzapfen* (*mz*), oder auch feiner geartet sein und näher dieser Linea zuerst auftreten, die *Zwischenzapfen* (links *zz*). Sie sind nicht so reich an färbbarer Substanz. Diese Substanz häuft sich durch die Fixierungs- und Färbungsmethoden zickzack- oder spiralähnlich oder es ist hier, wie die Bilder zeigen, ein färbbarer Spiralfaden eingeschlossen. Ich wage es nicht hierüber bestimmt zu urteilen. Die Kerne der Mittelzapfen liegen mehr nach aussen, die der Zwischenzapfen sind oft schwierig genauer aber immerhin auf den radiären Schnitten zu unterscheiden.

Die dritte Art der Endbildungen sind die jungen Stäbchen, die ein kurzes Innenglied mit einem gleichfalls kurzem Aussenteile aufweisen, der sehr stark gefärbt ist. Das Aussenglied ist sehr gross und deutlich unterscheidbar sowie vollständig ungefärbt. Die schmale Zellenverbindung ist unmöglich auf den radiären Schnitten weiter nach innen zu verfolgen.

Auf den Radiärschnitten kann man überhaupt die Anordnung der Zapfen und Stäbchen und ihrer Zellen nicht mit Sicherheit feststellen. Dagegen tritt sie auf den tangentialen Schnitten sehr schön hervor. In Fig. 23 zeige ich einen Tangentialschnitt ungefähr in der Gegend nach rechts in Fig. 20. Die Zapfenpaare (*zp*)

sind in regelmässigen Vierecken angeordnet, so dass jedes Paar an zwei Vierecken teil hat. In der Mitte der Vierecke ist der Durchschnitt eines schwachgefärbten Innengliedes (*mz*) zu bemerken, der ein wenig grösser als der obenerwähnte Durchschnitt des Innengliedes ist, welches im Zentrum des Zwischenraumes zwischen vier Vierecken belegen ist (*zw*). Der erste von diesen Durchschnitten entspricht also dem grösseren schwachgefärbten Zapfen in der Fig. 22, dem *Mittelzapfen*, der zweite dem kleineren, dem *Zwischenzapfen*. In der Winkeln des Viereckes, den Mittelzapfen (*mz*) umgebend, liegen vier dunkelgefärbte Durchschnitte von Stäbchen (*st*). Nicht allzu selten habe ich hier schon fünf Stäbchendurchschnitte getroffen.

Um die zu den verschiedenen Zapfen und Stäbchen gehörigen Kerne und Zellen in der Sehzellenschicht genau zu bestimmen, habe ich noch einige tangentiale Schnitte in dieser Schicht untersucht und deren Abbildung hier wiedergegeben. Der nächste in Fig. 24 weist die dicksten Partien der äusseren Kerne auf. Die Figur zeigt hier, wie ein Mittelkern von einem Kernkranze mit acht Kernen umgegeben ist und dass diese Kerne paarweise auch zu einem anderen Kernkranze gehören. Zwischen vier Kränzen liegt ein einzelner Kern wie eingeschoben oder zentrisch eingeordnet. Es ist klar ersichtlich beim Vergleich mit Figg. 22, 23, dass wir hier die Kerne zu den Zapfen vor uns haben, nämlich in der Mitte den Kern der Mittelzapfenzelle von den acht Kernen der Paarzapfenzellen umgegeben und daneben den eingeschobene Zwischenzapfenzellkern.

Die Fig. 25 giebt einen tangentialen Schnitt in Höhe der gefärbten Protoplasmateile der Paarzapfenzellen wieder, die von ihren Kernen aus unmittelbar einwärts liegen. Diese gefärbten Zellteile zeigen im Schnitte deutlich, dass die Paarzapfen mit dem Mittelzapfen, in derselben Höhe liegen. Der Zwischenzapfen aber hat hier noch seinen *Kern*, der also weiter nach innen gelegen ist als der der übrigen Zapfenzellen. Die übrigen Kerndurchschnitte, die durch ihre helle Farbe bezeichnet sind, liegen um den Mittelzapfen, sind vier an der Zahl und nehmen die Winkel des Viereckes der Paarzapfenzellen ein. Sie entsprechen deutlich den Stäbchen und sind die Zellkerne der erstauftretenden Stäbchen, die also in einem inneren Niveau der Sehzellenschicht gelagert sind. Nach innen von diesen Kernen aus sind noch mehrere belegen, deren Zelle im genannten Entwickelungsstadium noch nicht mit Stäbchen versehen sind.

Fig. 16 giebt einen optischen Durchschnitt von der inneren Fläche der Ausbreitungen der grossen Zapfenzellen wieder und zwar in einem Stadium, das Fig. 12 im Radiärschnitt zeigt. Das Flächenbild veranschaulicht, wie die Füsse der Zapfenzellen angeordnet sind. Wir sehen Mittelzellen mit acht umgebenden Zellen, welche Kränze bilden. Die Zellen entsprechen deutlicherweise den Mittelzapfen und den Paarzapfen. Den Zwischenzapfen kann ich hier nicht repräsentiert finden. Die Grenzen der Zellplatten deuten an, dass nur faserförmige oder dünne scheibenartige Bildungen zwischen ihnen passieren können. Auch die Zwischenräume zwischen den Kernen in den übrigen tangentialen Schnitten sind sehr eng.

In dem Stadium, das Fig. 22 uns vermittelt, sind die Pigmentkörnerreihen oder die Pigmentzellenfortsätze nach innen gruppiert und schliessen sich um die Zapfen und Stäbchen, doch so, dass kein Pigmentkörnerfortsatz zwischen den Zapfen eines Zapfenpaares eindringt.

Vergleicht man die tangentialen Schnitte mit den radiären, so ergiebt sich daraus, dass sämtliche Zellen ganz sicher an die Linea limitans externa von Anfang an stossen und dass die Paarzapfenzellen und Mittelzapfenzellen, möglicherweise auch die Zwischenzapfenzellen aber nicht ganz die übrigen Zellen bis zur inneren Grenzlinie der Schicht reichen. Zu äusserst liegen in derselben Reihe die Kerne der Mittel- und Paarzapfenzellen, ein wenig nach innen die der Zwischenzapfenzellen, dann folgen in einer Reihe die Kerne der Gruppe von den vier ersten Stäbchenzellen und danach die Kerne der übrigen Zellen für die späterentwickelten Stäbchen.

Die Retina des 150-tägigen Lachses bietet keine beachtungswerten Abweichungen von der des 125-tägigen dar. Nur die Zapfen, besonders die Paarzapfen, erweisen sich in der Mitte der Retina vergrössert, wie die ganze Retina ja grösser ist und die einzelnen Bildungen in der Mitte der Retina gleichfalls an Grösse zugenommen haben.

Der Bau der Retina von erwachsenen Lachsen ist oft beschrieben worden. Ich füge jedoch hier zum Vergleich nur einige Abbildungen dieser Retina bei, die nach derselben Methode wie die embryonale Retina gewonnen und behandelt worden sind. Fig. 26 zeigt einen Radiärschnitt durch die ganze Retina mit den aufgeteilten Müllerschen Radiärfaserfüssen. Die innere Körnerschicht besitzt grössere, hellere Kerne nach innen und kleinere, dunkler gefärbte nach aussen hin. Die grossen horizontalen Zellen liegen in zwei regelmässigen Reihen und zwischen den Zellen passieren radiäre Fasern. In dieser Figur und noch grösser in Fig. 27 ist die Sehzellenschicht abgebildet. In der Fig. 26 sieht man deutlich die Zapfenpaare und in der Fig. 28 ist ein einzelnes Paar in stärkerer Vergrösserung im Bilde wiedergegeben. Die Zellkörper dieser Zapfenzellen sind in der eigentlichen Schicht sehr schmal gepresst, ihre Kerne liegt beinahe ganz ausserhalb der Linea limitans. Darüberhinaus erstreckt sich auch die Zelle. Das Innenglied besteht also aus dem Hauptteile der Zelle, ihrem Kerne und von diesem nach aussen hin aus dem eigentliche Innenglied oder der ovalen färbbaren Substanz, die, möglicherweise durch meine Behandlung, sich als aus Körnern bestehend erweist. Das ganze Innenglied ist von einer Membran umgegeben. Ausserhalb des Innengliedes liegt eine kleine ungefärbte Partie, worauf das Aussenglied folgt, das einen gefärbten Binnenteil einschliesst. Die Innenglieder des Stäbchens sind feinfadenförmig und unmöglich einzeln zu verfolgen.

In Fig. 29 ist ein tangentialer Schnitt in der Höhe der äusseren Innenglieder der Zapfen dargestellt. Solche Flächenschnitte von der Retina erwachsener Fische sind durch frühere Arbeiten bekannt und besonders die von Schafers (1900) Mitteilungen. Theodor Beer (1898) hat sogar ophthalmoskopisch die Anordnungen studiert. Stelle ich meine Abbildung (Fig. 29) zusammen mit denen, die ich von den jungen Lachsen gewonnen habe und speziell mit Fig. 23, die von einem 125-tägigen Lachse herrührt, so ergiebt sich, dass die Zapfen überhaupt grösser und mehr an einander gedrängt sind, dass aber die viereckige Anordnung teilweise beibehalten ist. Die vier Zapfenpaare bilden nämlich noch das Viereck und in seiner Mitte liegt der einzelne Mittelzapfen. Die Zwischenzapfen waren bei den grossen Lachsen, welche ich untersucht habe, nicht anzutreffen. Die Stäbchen sind nur durch feinste faserförmige Schnitte um den Mittelzapfen und am Platze des Zwischenzapfens zu sehen. Dicht an der Aussenfläche der Zapfen liegt eine einzelne Schicht feiner Pigmentkörner, die zu den Fortsätzen der Pigmentzellen gehören.

Stelle ich nunmehr die Einzelbilder zusammen, die die Retina in den verschiedenen Altersstadien bietet, so zeigt es sich, dass die Histogenese und das Wachstum der Retina beim Lachse im grossen und ganzen ungefähr wie bei den anderen Wirbeltieren vor sich geht.

Die Entwicklung fängt in der Mitte der Retina an und schreitet nach dem Rande zu fort, wo die beiden Augenblätter in einander übergehen. Hieraus ergiebt sich, dass eine zentraler oder axialer belegene Partie der Retina ein älteres oder weiter entwickeltes Stadium darstellt als etwa eine von hieraus æquatorialer oder oraler belegene. Somit können wir also die meisten Entwicklungsstufen der Retina und ihrer Zellformen auf ein und derselben Retina eines z. B. 125-tägigen Lachses von dem Rande nach der mittleren Partie zu studieren. Gestützt auf meine Beobachtungen der Retina in verschiedenen Altersstufen und mit besonderer Berücksichtigung der verschiedenen Entwicklungsformen der Zellen in ein und derselben Retina, will ich jetzt meine Auffassung von der Histogenese und dem Wachstum der Retina und einiger ihrer Elemente darlegen, indem ich natürlicherweise die Untersuchungsergebnisse anderer Forscher auf diesem Gebiete zur Vervollständigung der Bilder heranziehe.

Die Entwicklung der Retina kann füglich in drei Hauptstadien eingeteilt werden, in: 1) das Zylinderepithelstadium, 2) das Differenzierungsstadium und 3) das Zuwachsstadium, in welches auch die Zapfen- und Stäbchenbildung fällt.

Das distale Blatt der primären Augenblase besteht ursprünglich aus einem einschichtigen Epithel, das zuerst niedrig mit einreihigen Kernen erscheint, um dann allmählich höher auszuwachsen und mehrere Kernreihen zu bilden. Dieses Epithel-

stadium treffen wir nur ausschliesslich in der Retina bis zu dem Zeitpunkte, wo die Ganglienzellen zu entstehen anfangen, während es in dem Randteile die ganze Entwicklungszeit der Retina hindurch anhält.

Wenn die Epithelzellen sich immerfort vermehren und das Blatt sich nicht in demselben Masse an Flächenausdehnung vergrössert, so muss es an Dicke zunehmen. Die beiden Tochterzellen können dann nach einer Teilung ihre Kerne nicht in demselben Niveau behalten, sondern der eine von diesen wird nach innen geschoben. Die Zelle, die ihren Kern näher an der äusseren Epithelfläche hat, muss infolgedessen eine grössere Protoplasmabasis nach dieser Fläche als nach der inneren und als die andere Tochterzelle gegen der äusseren Fläche hin besitzen (Textfigur 2). Die Epithelzelle, die ihren Kern zunächst der äusseren Fläche hat, wird zur Stamm- oder Keimzelle, die sich nach und nach teilt. Wenigstens die eine Tochterzelle behält ihren Kern an der äusseren Fläche und bleibt Stammzelle, während der Kern der anderen Tochterzelle nach innen verschoben wird.

Die erste verschobene Tochterzelle muss immerhin ihren Kern am weitesten nach der inneren Fläche zu gelagert und an ihr, im Anfang wenigstens, möglichst breit basiert haben (Textfigur 2 und folgende). Wenn die Teilungen der Stammzelle sich fortsetzen, reihen sich die Kerne an einander und die Retina wird ständig dicker, wie die Textfiguren am besten veranschaulichen. Natürlicherweise müssen wir jedoch im voraus beachten, dass die Kerne beider Tochterzellen auch sehr wohl bisweilen an der äusseren Fläche beharren und mithin beide Tochterzellen sich als Stammzellen erhalten können, wodurch die Retina gleichzeitig mit ihrem Dickenzuwachse auch an Flächenausdehnung gewinnt.

Durch die Zellteilungen und Kernverschiebungen ist ein mehrreihiges Zylinderepithel entstanden, wo also jede einzelne Zelle mit beiden Epithelflächen in Verbindung steht. Die über einander liegenden, von den Seiten zusammengepressten Kerne simulieren nur, dass hier Zellen in mehreren Reihen nach einander liegen. Die Figuren 2 und 3 Taf. I zeigen, wie die Zellen mit ihren Kernen in verschiedener Höhe in einer vertikalen Reihe angeordnet sind und mit faserförmigen Zellkörpern sich nach den Epithelflächen erstrecken. Die Textfiguren geben dies schematisch wieder.

Durch den Dickenzuwachs des Augenblattes müssen die Zellverbindungen mit den beiden Flächen sich bei den verschiedenen Zellen nach ihrem relativen Alter und infolgedessen nach der verschiedene Lage ihrer Kerne verändern und vor allem verlängern. Die Textfiguren zeigen diesen Vorgang am besten. Die älteste Tochterzelle mit dem innersten Kerne (Textfig. 2) bekommt, wenn wir sie weiter verfolgen (z. B. in den Textfiguren bis 4 und 5), eine längere und gewiss auch feinfasrigere Protoplasmaverbindung mit der äusseren Fläche. Es ist ja auch ganz natürlich dass die durch die allmähliche Entfernung der Epithelflächen von einander bewirkte Dehnung zuerst auf dem langen äusseren fadenförmigen Protoplasmakörper der innersten Zelle ihre Wirkung ausüben musste. Die endliche Folge davon würde das Aufhören der äusseren Flächenverbindungen sein. Wir sehen auch,

wie die innersten Zellen die ersten sind, die sich von den übrigen differenzieren. Ihre Kerne werden runder und die Zellen machen einen freieren Eindruck, der die Lösung der Verbindungen zu der äusseren Epithelfläche andeutet. Durch diese Veränderung der innersten Zelle ist das Augenblatt nicht länger ein einschichtiges mehrreihiges Zylinderepithel, sondern ist in ein neues Entwicklungsstadium, nämlich in das Differenzierungsstadium eingetreten, das durch die beginnende Entwicklung der Ganglienzellen und der Nervenfaserschicht eingeleitet wird.

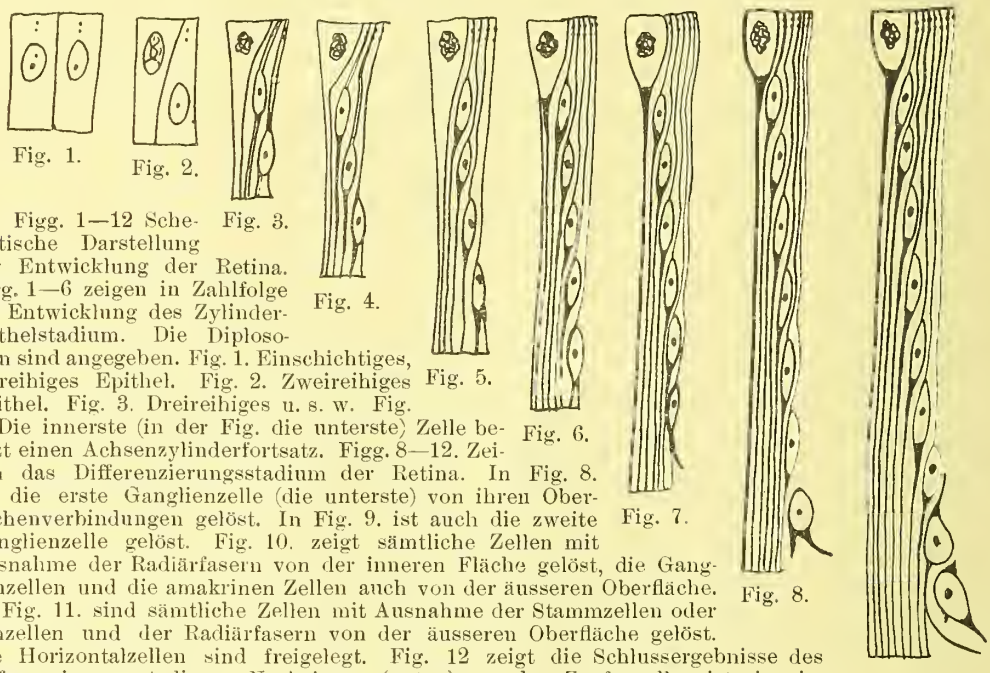


Fig. 1. Fig. 2. Fig. 3. Fig. 4. Fig. 5. Fig. 6. Fig. 7. Fig. 8. Fig. 9.

Figg. 1—12 Schematische Darstellung der Entwicklung der Retina. Figg. 1—6 zeigen in Zahlfolge die Entwicklung des Zylinderepithelstadium. Die Diplosomen sind angegeben. Fig. 1. Einschichtiges, einreihiges Epithel. Fig. 2. Zweireihiges Epithel. Fig. 3. Dreireihiges u. s. w. Fig. 7. Die innerste (in der Fig. die unterste) Zelle besitzt einen Achsenzylinderfortsatz. Figg. 8—12. Zeigen das Differenzierungsstadium der Retina. In Fig. 8. ist die erste Ganglienzelle (die unterste) von ihren Oberflächenverbindungen gelöst. In Fig. 9. ist auch die zweite Ganglienzelle gelöst. Fig. 10. zeigt sämtliche Zellen mit Ausnahme der Radiärfasern von der inneren Fläche gelöst, die Ganglienzellen und die amakrinen Zellen auch von der äusseren Oberfläche. In Fig. 11. sind sämtliche Zellen mit Ausnahme der Stammzellen oder Sehzellen und der Radiärfasern von der äusseren Oberfläche gelöst. Die Horizontalzellen sind freigelegt. Fig. 12 zeigt die Schlussergebnisse des Differenzierungsstadium. Nach innen (unten) von den Zapfenzellen ist eine innere Grenzlinie der Sehzellen entstanden. Zwischen den Zapfenzellen liegen die Stäbchenzellen in doppelten Reihen. Das dritte Entwicklungsstadium fängt an, die protoplasmatischen Auswüchse der Zapfen sind vorhanden. Der Zuwachs der Elemente im Allgemeinen tritt jetzt ein. *zz,* Zapfenzelle, *stz,* Stäbchenzellen, *hz,* Horizontalzellen, *rf,* Radiärfaser, *bz,* bipolare Zellen, *az,* amakrine Zellen, *glz,* Ganglienzellen.

In dem Epithelstadium teilen sich, wie oben gesagt, nur die Zellen, die ihre Kerne an der äusseren Fläche lagern haben. Ich habe nämlich bei meinem Material Mitosen im Innern des Blattes gerade in diesem Stadium nicht getroffen. Wir haben also zu äusserst in der Retina eine »Keimschicht», wie sie uns seit Altmann, Koganeï, His u. A. wohl bekannt ist, aber doch meiner Meinung nach keine eigentliche »Keimzellenschicht», weil wohl die sich teilenden Kerne aber nicht ihre ganzen Zellen in dieser äussersten Schicht liegen. Ich kann also nicht finden, dass die Erscheinung der Keimzellen eine frühe Differenzierung andeutet, wie His bei den zentralen Nervensystem und Mall u. A. bei der Retina. In den Epithelzellen sehe ich nämlich nicht nur Spongioblasten oder gewordene Müllersche Radiärfasern, sondern auch Ursprungszellen zu Nervenzellen. Die proliferierende Zylinderepithelzelle bildet nur den Urprung von Zylinderepithel-

zellen, die sich doch später zu Nervenzellen oder Stützzellen herausdifferenzieren können. Verliert jedoch die Keimzelle ihre innere Flächenverbindung, so entwickeln sich die Tochterzellen natürlich auch nicht länger zu Zylinderzellen.

In den Textfiguren 1—7 habe ich schematisch die Entwicklung des Epithels von einem einreihigen, Fig. 1, zu einem mehrreihigen, Figg. 3—7, wiedergegeben. Die Figuren sind in der Weise angeordnet, dass sie ungefähr die Verhältnisse abspiegeln, wie wir sie im Randteile der Retina bei einem jungen, 125-tägigen Lachse etwa antreffen können. In Fig. 7 fängt die erste Ganglienzelle an sich zu bilden. Selbstverständlich ist auf dem Schema die Anzahl der Zellkerne in der radialen Reihe nur zum Zwecke des Schematisierens gewählt; zu gross ist sie jedenfalls nicht. Die Kerne der beiden Zellen in Fig. 2 treffen wir immerhin am weitesten nach aussen und nach innen, und zwischen ihnen kommen nach dem Alter die übrigen von innen nach aussen, so dass der Kern, der nach innen von dem Keimzellenkerne aus liegt, der jüngste ist. Die protoplasmatischen Teile dieser Zellen liegen an beiden Seiten der Kernreihe, gehäuft in grösster Anzahl und Breite an den beiden Flächen. Wenn wir also zwei Entwicklungsreihen, wie in der Textfig. 13, an einander stellen, so bilden die äusseren Protoplasmateile der einen Generationsreihe mit den inneren der anderen gleichsam eine zusammenhängende Protoplasmapartie, die sich von der einen nach der anderen Fläche erstreckt.

Fig. 10.

Fig. 11.

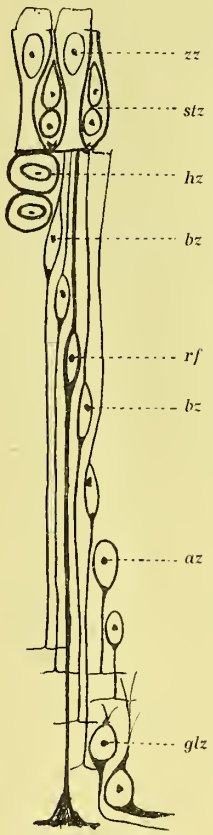


Fig. 12.

Man kann sich wohl denken, dass ein solches faserförmiges Protoplasmabündel auf einem Retinalschnitt den Eindruck des Protoplasma einer einzigen Zelle machen könnte, weil die Pressung zwischen den einzelnen Teilen ganz gewiss gross gewesen ist. Dass diese protoplasmatische Masse und speziell ihr äusseres Ende aus mehreren Zellen besteht, habe ich schon oben in meiner Beschreibung der Retina des 70-tägigen Lachses zu beweisen versucht. Ich hatte mich über diese Frage nur auf meine Beobachtungen von Bildern hin (z. B. Taf. I Figg. 2 und 3 Taf. II. Fig. 10 u. m.), die die nach beiden Flächen sich erstreckenden Protoplasmafasern zeigten, nicht mit

voller Bestimmtheit auszusprechen gewagt. Diese Beobachtungen aber zusammen mit der auf Taf. I Figg. 7 und 8 dargestellten Erscheinung, dass diese Protoplasma-»füsse» reichliche Diplosomen in ihren bekannten Stellungen und Lagen bei Epithelzellen in ihrem Ruhestand einschliessen, stellt es, wie es mir scheint, ausser Zweifel, dass der »Protoplasmafuss» nicht zu *einer* Zelle gehört, sondern aus einem Bündel von Zellenden, aus den inneren Zellen einer Zellgruppe besteht.

Die äussersten Kerne, die sich durch ihre rege Teilung erweitern, geben oft durch ihren Druck auf die Protoplasmabündel diesen ihre gegen die Fläche hin ausgebreitete Fussform, die auch für die Hisschen Spongioblasten spezifisch ist. Aussen stösst aber hier, wie oft gesagt, die Keimzelle an die Grenzfläche und bildet sogar einen Teil von ihr, und zwar nicht wie die Hisschen Keimzellen, die durch die Füsse der Spongioblasten von der Grenzfläche ausgesperrt sind. Die Cajalschen Golgi-bilder von den Mäuseembryonen (1894 Taf. VII Figg. 1 und 4) erhärten deutlich die Richtigkeit meiner Beobachtungen über die Keimzellen der Retina.

Fig. 13.
Schematische Darstellung zweier Generationen von Zylinderepithelzellen des distalen Augenblattes neben einander.

Nach meinen Untersuchungen zu urteilen, besteht also das distale Augenblatt bis zum Auftreten der ersten Ganglienzelle aus einem einschichtigen Zylinderepithel, das sich zuerst einreihig, dann nach und nach vielreihig darstellt. Die äusserste Schicht des Epithels, »die Keimschicht», ist durch die Kerne der sich teilenden Zellen und die Bündel der diplosomenführenden äusseren Zellenden bezeichnet. Von den Kernen der Tochterzellen bleibt der eine an der äusseren Fläche des Augenblattes zurück, und wird zum Kern einer Stammzelle. Der Kern der anderen Tochterzelle wird meistens nach innen verschoben. Keimzellen, Neuroblasten und Spongioblasten im Hisschen Sinne existieren hier nicht.

Eine Frage drängt sich schon in diesem Stadium auf, nämlich: Warum teilen sich nur die Zellen, deren Kerne sich an der äusseren Fläche befinden? Dass diese Zellen und Kerne infolge ihrer Lage unter besseren Nutritionsverhältnissen stehen, ist möglich und man hat darüber auch bereits früher diskutiert. Mir aber scheint es eine unabweisbare Gewissheit, dass uns in den Verhältnissen der Zellen oder eigentlich der Kerne zu den Zentralkörperchen der richtige Weg gezeigt ist, der zur befriedigenden Beantwortung dieser interessanten Frage führen kann.

Wir wissen, welche Bedeutung die Zentralkörperchen für die Teilung der Zellen und besonders für diejenige des Kerns haben und wie sie sich während der Teilungszeit in nächster Nähe des Kerns halten, sich aber in der Ruhezeit der Zelle und

des Kerns, wie Zimmermann (1898) am schönsten gezeigt hat, nach der Oberfläche einer Zylinderepithelzelle zwischen dem Kerne und dieser Fläche als ein Diplosoma ihren Platz einnehmen und diesen Platz beibehalten, wenigstens so lange das Ruhestadium andauert. Eine neue Teilung kann nicht zu Stande kommen, ohne dass die Zentralkörperchen den Kern wieder erreichen. Welche morphologischen Bedingungen für diese Wanderungen der Zentralkörperchen, für die Wahl ihrer Lagen vorherrschen wissen wir leider nicht. Doch können wir immerhin als gewiss annehmen, dass die Zellen, deren Kerne sich zunächst der äusseren Epithelfläche und dadurch ebenso zunächst den Zentralkörperchen befinden, auch die besten Voraussetzungen für Zellteilungen haben müssen. Die Lage der Zellteilungen scheint dann nach meinem Dafürhalten zu beweisen, dass dies richtig ist, wenigstens liegt die Lösung der Frage in dieser Richtung.

Die Kerne der übrigen Zellen werden, wie oft gesagt, successive nach innen verschoben und je weiter sie verrückt werden, desto weiter entfernen sie sich von ihrem Diplosoma, das, wie wir oben gesehen haben (Taf. I Figg. 7, 8 u. A.), nahe an der äusseren Fläche des Augenblattes liegt. Ich halte es nicht für unwahrscheinlich, dass eine Zurückziehung oder Wanderung des Diplosoma zum Kerne in dem langen, faserartigen, an der Fläche befestigten Protoplasmateile der Zelle speziell auf Grund dieser Eigenschaften des Zellkörperteils erschwert, gehemmt oder vielleicht unmöglich gemacht worden ist. Die inneren Zellen hätten also gleichsam durch die eigene Lage ihrer Kerne und deren geänderte Lageverhältnisse zu den Diplosomen ihr Teilungsvermögen verlieren können.

Im folgenden wollen wir nun untersuchen, ob die Golgischen Bilder entgegen meinen Beobachtungen und hier dargelegten Ansichten über dieser frühen Entwicklungsstadien der Retina sprechen oder ob sie diese vielleicht stützen. Cajal (1894) giebt in Taf. VII Fig. 4 ein Bild von einem Mäuseembryo, das nur epitheliale Zellen und Ganglienzellen aufweist. Die Kerne der epithelialen Zellen liegen in verschiedenen Niveaus. In Fig. 1 derselben Tafel zeigt er auch solche Zellen und Kerne. Bilder, die den Neuroblasten entsprechen könnten, kommen hier nicht vor. Retzius (1894) giebt das Bild eines Hühnchenembryos wieder, wo sämtliche Zellen als Epithelzellen mit Kernen in verschiedener Höhe erscheinen (Taf. XIII Fig. 11).

Cajal äussert: »Auf Schnitten durch eine sehr junge Retina färben sich ausschliesslich die Stützzellen und zeigen sich in einer Form, die lebhaft an die der epithelialen Zellen in dem fötalen Mark erinnert». Ich glaube, dass die Ursache, weshalb keine andere Bildungen gefärbt werden, eben die Tatsache ist, dass es hier eben nichts anders giebt wie Zylinderepithelzellen. Die Zellen sind nach Cajal »länglich, spindelförmig, besitzen einen eiförmigen Körper, der den Kern umschliesst, und zwei zarte Fortsätze, einen aufsteigenden und einen absteigenden, welche an der Oberfläche der Retina mit konischen Anschwellungen endigen». Diese sämtlichen Zellen fasst Cajal als Stützzellen oder Müllersche Fasern auf. In seiner Beschreibung und seinen Bildern findet sich indessen nichts, das nicht vereinlich mit meinen Bildern, meiner Beschreibung und überhaupt mit meiner Auffassung wäre.

Von den älteren Beobachtungen sprechen manche für meine Auffassung oder sie stehen ihr wenigstens nicht entgegen, wenn auch andere Deutungen vorkommen. Der allgemeinen Auffassung Koganeïs kann ich in *der* Form, die er ihr giebt, wohl beistimmen, wenn er nämlich, wie schon oben in meiner historischen Einleitung angeführt ist, sagt: »Schon im Stadium der primären Augenblase sind ausser den proliferierenden Zellen, noch die spindelförmigen »Uranlagezellen» (Würzburg, Löwe) vorhanden; sie stellen das nächste, jedoch noch indifferente Bildungsmaterial für die einzelnen Retinaschichten dar. Sie ergränzen sich aus den prolifierenden Zellen.» Die indifferenten Uranlagezellen trennen sich dann, nach ihm, in die Elemente der Stützsubstanz und die nervösen Elemente.

Die Bilder, die Mall (1893) giebt, können mich von der Richtigkeit seiner Ansicht über die Existenz der Neuroblasten in der Retina nicht überzeugen.

Als ich diese meine Untersuchungen begann und zuerst die schön gefärbten, nach innen gerichteten zugespitzten Protoplasmakegel wahrnahm, fasste ich sie als Hissche Neuroblasten auf, die zwischen seinen Spongioblasten lagen. Die gefärbten Protoplasmakegel, die auch His besonders färbbar fand, waren gewiss hauptsächlich nach innen oder nach der Mitte der Retina (wie z. B. bei den horizontalen Zellen Taf. III, Fig. 20) gerichtet, doch traf ich auch solche Kegel, die, wie meine Abbildungen und die Beschreibungen veranschaulichen, nicht auf einen Achsenzylinderfortsatz deuten könnten. Auf Taf. I, Fig. 1, in der Mitte der zweiten oder dritten Kernreihe, von der inneren Fläche ausgerechnet, ist nämlich der Kegel nach aussen gerichtet. Auf Taf. II Fig. 19, Taf. III Fig. 20 zeigt das Ganglienzellenprotoplasma auch einen nach aussen gerichteten Kegel.

Wodurch die besondere Färbbarkeit des Protoplasmakegels verursacht wird, kann ich nicht beurteilen. Möglicherweise könnte es ja auf kräftigerem Zuwachs in diesem Ende beruhen. Die Druckverhältnisse spielen aber hier die wichtigste Rolle. Wenn der Protoplasmateil einer Zylinderepithelzelle von den Seiten ringsherum gepresst wird, muss er fadenförmig werden. Wo der Kern liegt, hindert er die Bildung der Faserform. Der Druck bewirkt, dass das Ende des Kerns, das im Kegel liegt, auch gepresst wird und dass der Kern eine Birnenform bekommt. Die jungen grossen Zapfenzellen auf Taf. II, Fig. 12 zeigen ganz deutlich durch ihre eigene Form und die ihrer Kerne den Einfluss des Druckes. Die ganze Zelle besitzt hier eine Stundenglasform, der äussere Teil trägt den Kern, weiter nach innen von ihm aus befindet sich der gefärbte stark zugespitzte Protoplasmakegel, woran sich dann noch weiter einwärts der erweiterte ungefärbte Protoplasmafuss der Zapfenzelle anschliesst, dessen Form die von der Umgebung ausgeübte Pressung bezeugt. Hier kann von Neuroblasten nicht die Rede sein und doch haben wir einen gefärbten Kegel vor uns.

In seiner neusten Arbeit hebt His (1904) als diagnostische Merkmale der Neuroblasten auch die Birnenform des Kernes und »die leichte Färbbarkeit ihres Übergangsteils zur Faser», hervor. Er erwähnt, dass er »sie schon sehr auffällig bei Neuroblasten des Forellenhirns und Rückenmarks gefunden hat» und giebt eine

Abbildung davon wieder. Ich habe ebenfalls derartige sehr schön gefärbte Bilder beim Lachse beobachten können. Ich will also keineswegs die Möglichkeit der leichten Färbbarheit des Kegels mit dem Achsenzylinderfortsatz bei einer jungen Nervenzelle in Abrede stellen, doch bemerken, dass sie auch bei »Übergangsteilen zur Faser» anderer Zellen möglich sein kann und dass die gefärbten zugespitzten Protoplasmakegel und die birnenförmigen Kerne der Zellen in dem ersten Entwicklungsstadium der Retina zu Zylinderepithelzellen nicht aber zu freien Neuroblasten gehören.

Das zweite Entwicklungsstadium, das Differenzierungsstadium, wird durch das Auftreten der ersten Ganglienzelle eingeleitet, und wie wir in den historischen Ausführungen erfahren haben, ist es seit langem beobachtet, dass die Ganglienzellenschicht und die Nervenfaserschicht diejenigen Schichten sind, die zuerst auftreten. Danach folgten nach einander die übrigen distalwärts. Die äussere plexiforme Schicht entstand nicht ganz gleichzeitig mit der inneren; sie folgte aber unmittelbar darauf. Über ihre Entstehungsbedingungen sowohl wie über die Ursachen ihrer schichtweisen Anordnung finden sich überhaupt nur vereinzelte Angaben. Nicht nur dass es schwierig war auf Grund der Annahme von freien Uranlagezellen oder von freien Neuroblasten eine befriedigende Erklärung zu bieten, sondern die herschenden Lehren wirkten gewissermassen geradezu hemmend auf Deutungsversuche von Befunden in der Art der Golgi-bilder Cajals und von vielen Zellformen. Hensens Nachweis (1875, 76), »dass das Centralnervensystem histogenetisch als eine einschichtige Epithelplatte zu verstehen ist, in der jedes einzelne Element die beiden Endflächen erreicht» gab eigentlich keine zufriedenstellende, weitere Erklärung für die Entwicklung der Nervenzellen. Die interessanten Cajalschen Untersuchungen über die Zeit des ersten Entstehens der Nervenfortsätze im Rückenmark des Hühnchens, worauf ich weiter unten noch zu sprechen kommen werde, wiesen deutlicher als alle früheren auf eine andere Entwicklungsweise, auf das Entstehen der Nervenzellen aus den Epithelzellen hin. Seine dahingehende Befunde wurden aber nur teilweise bestätigt. Wenn His (1901) nun auch nicht länger bezweifelt, dass die Keimzellen bei der Bildung von Gliazellen beteiligt sind und dadurch seine Neuroblastlehre ihres rein-dualistischen Gepräges beraubt, so weiss ich doch kaum, wie man auf der Basis dieser Lehre drei so verschiedene Bildungen wie die Ganglienzellen, die Radiärfasern und die epithelialen Sehzellen zur Zufriedenheit erklären könnte. Die Radiärfasern sind auch nach His' Auffassung modifizierte Epithelzellen. Wenn nun die differenzierte Keimzelle, die Mutterzelle der Neuroblasten und Ganglienzellen, zu einer Epithelzelle, etwa, einer Neuroepithelzelle überginge, so würde dieses eigentlich als eine atavistische Erscheinung aufzufassen sein. Meiner Meinung nach besteht aber die Differenzierung der Zellen in der Retina nur darin, dass auf dem mehrreihigen Zylinderepithel einige Zellen von den beiden Flächen der Retina, andere nur von der inneren Fläche der Retina gelöst oder getrennt werden, während die übrigen ihre Verbindungen mit beiden Flächen beibehalten. Die erstgenannten Zellen werden

Ganglienzellen und sind verschiedenartig je nach ihrer Lage und Lösungszeit, die an zweiter Stelle aufgeführten werden zu Neuroepithelzellen (Sehzellen) und die letzterwähnten bleiben Epithelzellen oder Radiärfasern.

Wie ich mir nun fernerhin die Differenzierungsvorgänge der verschiedenen Zellen vorstelle, will ich jetzt zu schildern versuchen.

Sehen wir den Kern an seiner inneren Fläche eine runde Form nehmen, so kann dieser Vorgang darauf hindeuten, dass seine Zelle ihre protoplasmatische Anheftung an die äussere Epithelfläche aufgegeben und zwar entweder abgebrochen, atrophiert oder an sich gezogen hat. Die Abbildungen der Ganglienzellen von den Cajalschen Mäuseembryonen (1894) deuten auf verlorene Verbindung mit der äusseren Fläche hin. Die runde Kernform muss aber auch auf geringe Seitenpressung mithin auf bessere Raumverhältnisse schliessen lassen. Solche können wir uns indessen hier an der konkaven Seite der Retina nicht denken, ohne dass der Kern von den früher in seiner Nähe vorhandenen Bildungen jetzt befreit sein müsste. Das kann aber wiederum nicht eintreffen, ohne dass entweder der Kern von diesen aus nach innen geschoben würde oder diese nach aussen gezogen würden. Das letztere scheint mir am wahrscheinlichsten, beide Vorgänge könnten jedoch kombiniert auftreten.

Die Stammzelle teilt sich noch einiger Zeit nach dem Auftritte des ersten runden Kerns und neue Kerne der Tochterzellen werden nach innen verschoben, während zugleich das Augenblatt dementsprechend noch dicker wird und die Dehnung der langen Zellkörper und ihre Zusammenpressung zunimmt, wobei diese noch faserartiger werden bis zu dem Zeitpunkte, wo sie ihre Fussfesten verlassen oder verlieren. Es ist garnicht notwendig, dass eine ganze Epithelzellmasse auf einmal ihre Flächenverbindungen aufgiebt, sondern die einzelnen Zellen trennen sich vielmehr ganz in Übereinstimmung mit den Entwicklungserscheinungen der nach einander auftretenden Schichten ebenfalls nach einander von den Grenzflächen. Dabei liegt es offenbar auf der Hand, dass, wenn nur erst die Lösung *einer* Zelle begonnen hat, dies bei den anderen leichter und schneller vor sich geht.

Mit Sicherheit kann ich nicht bestimmen, ob die rundkernige Zelle bei ihrem ersten Auftreten bereits eine Nervenfaser besitzt, doch glaube ich es annehmen zu dürfen. Meine Untersuchungen bieten mir überhaupt keine oder doch nur sehr beschränkte Gelegenheit Entstehen und Wachstum der Achsenzylinderfortsätze der Ganglienzellen zu beobachten und zu beurteilen. Immerhin möchte ich aber hervorheben, dass — wie auch immer die Ganglienzelle oder richtiger gesagt die sich zu letzterer entwickelende Epithelzelle sich verhalten mag, ob die Nervenfaser hervorwächst oder die Zelle sich diese von aussen her zueignet — die Bilder darauf hinweisen und mit Sicherheit vermuten lassen, dass die Nervenfaser als ein Teil des inneren Protoplasmafusses der Zelle, als aus ihm entstanden oder möglicherweise mit ihm vereint geworden zu betrachten ist. Im Anfange seines Auftretens geht der Fortsatz stets nach innen und biegt sich ungefähr rechtwinklig herum.

Der Achsenzylinderfortsatz ist indessen in dieser Zeit nicht der einzige Fortsatz, auch die übrigen existieren bereits, die nach der inneren Fläche zu gerichtet sind und alte Verbindungen andeuten.

Wenn ich nämlich ein Bild wie die junge Ganglienzelle (*b*) bei Cajal (1894) in Fig. 1, Tafel VII betrachte, wo die Fortsätze nach innen gerichtet sind, und der Achsenzylinderfortsatz aus diesen oder zusammen mit einem von diesen Fortsätzen entspringt und dann folgende Schilderung der Beobachtung des Forschers lese: »die untere Fortsätze dagegen schlängeln sich eine Zeit lang, werden schliesslich atrophisch und verschwinden ganz,» so kann ich nicht umhin zu der Auffassung zu kommen, dass wir es hier mit alten protoplasmatischen Verbindungsfasern nach der Innenfläche zu tun haben, die schon von ihrer Fussfeste gelöst sind. Dass die ursprünglich breite Grenzflächenfeste einer Epithelzelle durch neugebildete Zellenden in ihrer Nähe und durch Ausbreitung der wachsenden Flächenpartie in mehrere Verbindungsfasern oder Füsse aufgeteilt werden kann, ist eine Erscheinung die wir besonders von der Entwicklung der Neurogliazellen und ebenso der Müllerschen Radiärfasern her wohl kennen, die aber auch gewiss für mehrere Ganglienzellformen von wesentlicher Bedeutung sein dürfte.

Die erste Ganglienzelle ist meiner Meinung nach, wie es auch meine Textfiguren in der Reihenfolge der Entwicklung darstellen, die erstgebildete Tochterzelle, die also ursprünglich die grösste innere Protoplasmabasis haben musste, die früh der Pressung und Verschiebung von seiten neugebildeter Zellen den ausgesetzt und dadurch zuletzt aufgeteilt worden sein kann. In den nach innen gerichteten Fortsätzen der jungen Ganglienzellen sehe ich also eine Erinnerung an ihre protoplasmatische Verbindung mit der Innenfläche des Augenblattes.

Auf die erste Ganglienzelle folgt die nächste Zelle, deren Kern höher und mehr nach aussen belegen ist. Dieser Kern rundet sich ebenfalls und die Zelle wird zur Ganglienzelle. Auf Tafel VII, Fig. 1 *a*, (besonders *a* nach links (*a* nach rechts besitzt noch etwas wie einen Rest der äusseren protoplasmatischen Flächenverbindung) hat Cajal eine solche Ganglienzelle zweiter Reihe abgebildet. Es ist ganz natürlich, dass diese junge Ganglienzelle keine Dendriten nach innen in der Nähe des Kerns hat.

Sie besitzt vorher bereits ihren nach innen gerichteten Zellkörperteil, wie einen langen Fortsatz rechtwinklig gegen die innere Fläche gestellt. In der Nähe dieser Fläche, wo die Nervenfasern sich in tangentialer Richtung fortsetzen, war es ja am natürlichsten, dass die Reste des alten Flächenfusses zu treffen würden. Wir dürfen jedoch bei dieser zweiten Ganglienzelle, deren Kern mehr nach aussen lag, keine so ausgedehnte alte Epithelbasis wie etwa bei der ersten erwarten.

Die amakrinen Zellen folgen Ordnung und Alter gemäss auf die Ganglienzellen, und stimmen mit diesen darin überein, dass sie ihre äusseren Protoplasmafasern verlieren. Sie geben auch völlig die Verbindung mit der inneren Fläche auf ohne eine Nervenfaser zu entwickeln oder für sich zu erwerben. Möglicherweise

wird ihre innere Protoplasmafaser deshalb nach aussen zum Kerne gesammelt und die teilweise wenigstens durch ihre Fortsätze entstandene plexiforme Schicht trennt diese Zellen von den Ganglienzellen.

Ganz wie der Kern der inneren Zelle in der Textfigur 2 immer an der inneren Epithelfläche liegt, auch wenn durch die verschobenen Tochterzellkerne die Dicke des Blattes wächst, und die äussere Protoplasmafaser verlängert und gedehnt wird, ist es in der umgekehrten Richtung mit dem Kerne der Stammzelle der Fall. Ihre innere protoplasmatische Verbindung muss aus derselben Ursache auch verschmälert und zuletzt gelöst oder abgebrochen werden. An der äusseren Epithelfläche hält sich die Zelle immerfort fest und legitimiert eben dadurch ihre epitheliale Art. Die nächste Zelle verliert gleichfalls ihre innere Verbindung, wenn sie überhaupt eine solche besessen hat und nicht etwa eine Tochterzelle ist, die, nachdem die Stammzelle Zylinderepithelzelle zu sein aufgehört hat, entstanden ist. Von der äusseren Epithelfläche wird sie auch verschoben und vollzieht gewiss nach einer erwiederten Teilung, die Horisontalzellenreihen. — Es sind also die Epithelzellen mit den am weitesten nach innen oder nach aussen belegenen Kernen und infolgedessen auch mit den längsten an der entgegengesetzten Epithelfläche befestigten Protoplasmafasern, die am weitesten in ihrer Form von dem langen fasrigen Zylinderepitheltypus abweichen.

Die übrigen Zellen, deren Kerne in der Mitte des Durchschnittes belegen sind, haben ungleich stärkere Faserverbindungen nach den beiden Grenzflächen, weshalb sie, wenn sie sich schliesslich von diesen lösen, die beiden Protoplasmafortsätze und dabei auch ihre spindelförmige, bipolare, Form als ein zylinderepitheliales Erbgut behalten.

Bevor die Bildung der inneren plexiformen Schicht beginnt, können wir die bipolaren Zellen von den Müllerschen Radiärfasern nicht unterscheiden. Die beiden sind, wie die Cajalschen Bilder auch andeuten, noch fasrige Zylinderepithelzellen. Von diesen Zellen differenzieren sich da ganz gewiss auch successive die bipolaren Zellen so dass zuletzt nur eine Zelle mit einem mittleren Kerne als Zylinderepithelzelle oder Radiärfaser zurückbleibt. Wenn sie lediglich in der Eigenschaft als Epithelzelle bleibt, zeigt sie bedeutendes Wachstum, wie z. B. die Figuren veranschaulichen. Taf. II, Figg. 19 und 20 zeigen, wie sie in der Mitte des Retinadurchschnittes oder wenigstens in der inneren Körnerschicht liegt und wie ihr Zellkörper sich kräftiger und kräftiger rechtwärts in Fig. 19 und 20 entwickelt.

Die bestehende Zylinderepithelzelle oder die Radiärfaser nimmt in mancher Hinsicht eine zentrale Stellung in der Entwicklung der Retina ein. Nach den beiden Grenzflächen liegen von ihrem Kerne ausgerechnet drei Zellenschichten, die einander gewissermassen successive entsprechen. Ihm am nächsten liegen nach aussen und innen die bipolaren Zellen, von ihren Kernen repräsentiert, dann folgen nach innen die amakrinen und nach aussen die horizontalen Zellarten, welche wenigstens im Anfang ihres Entstehens einander in nicht geringem Masse ähnelten. Nach innen von den amakrinen und nach aussen von den horizontalen Zellen aus

schliesst sich das Endgebiet der bipolaren Zellen an. Am weitesten vom Mittelplan entfernt liegen nach innen zu die Ganglienzellen mit ihren Nervenfasern und nach aussen die Sehzellen mit ihren Zapfen und Stäbchen. — In meinem einleitenden historischen Überblick habe ich bereits darauf hingewiesen, dass Cajal das Vorhandensein der Hisschen Neuroblasten bestätigte; dies geschah zwar auf eine ganz besondere im folgenden näher zu erörternde Weise. In seiner im Anatomischen Anzeiger vom Jahre 1890 veröffentlichten Arbeit hebt er aus seinen Untersuchungen über das Rückenmark des Hühnchenembryos hervor, wie »La plupart des cellules nerveuses primitives ou névroblastes de His, sont des éléments épithéliaux déplacés». Er sagt dann, dass »Les névroblastes offrent deux expansions: l'une interne ou épendymale qui représente le première branche protoplasmique: l'autre externe ou radiale qui constitue le cylindre-axe. Quelquefois l'expansion interne est très courte ou atrophiée, ce qui donne aux névroblastes la forme de poire signalée par His. La cellule nerveuse a, par conséquent, à son origine une forme bipolaire». Er resumiert dann seine Ergebnisse und findet, dass jede Nervenzelle drei successive Formstadien passiert nämlich: »1) Phase épitheliale ou bipolaire, durant laquelle la cellule conserve une position convergente entre les spongioblastes et une expansion épendymale ou interne. 2) Phase unipolaire (névroblaste de His), qui survient en conséquence de l'atrophie plus ou moins complète de l'expansion épendymale. Souvent, cette phase fait défaut, devenant l'expansion interne le premier appendice protoplasmique. 3) Phase multipolaire.»

Was Cajal hier über die Histogenese der Nervenzellen im Rückenmark des Hünchenembryos äussert, scheint mir meine Beobachtung und Auffassung von der Histogenese der Retina im höchsten Grade zu stützen, auch kann ich nicht unterlassen zu bemerken, dass meine Beobachtungen anderseits wiederum eine Stütze für die von Cajal ausgesprochene Ansicht über die ursprünglich epitheliale oder bipolare Form der Nervenzellen bilden. Seine Abbildungen besonders seine Fig. 1 E sprechen dafür, während Bilder von Retzius (1893), wenn sie auch in dieser Hinsicht nichts beweisen doch auch nichts dawider reden. Indem habe ich selbst Präparate vom Zentralnervensystem, die mich von der Richtigkeit der erwähnten Ansichten Cajals überzeugt haben.

Wenn hier aber eine Atrophie, eine Abtrennung oder eine Zurückziehung der protoplasmatischen Grenzflächenverbindungen oder Enden des Epithels stattfindet, wodurch die bipolare Epithelzelle gelöst wird, ist nicht leicht zu bestimmen. Ich würde mich für eine Zurückziehung des äusseren Zellkörperteils oder wenigstens der Diplosomen aussprechen, wenn ich ganz sicher wäre, dass hier die fertige Ganglienzelle Zentralkörperchen besässe. Ich habe solche aber nicht gefunden. Die Ganglienzellen könnten ja nicht leicht Zentralkörperchen aufweisen ohne dass diese von ihrer äusserlichen Lage nach innen gezogen oder »gewandert» wären. Der Umstand aber, dass ich Teilungen in der Ganglienzellenschicht nicht gesehen habe, spricht dafür, dass die protoplasmatische Verbindung zwischen den

an der Oberfläche belegenen Diplosomen und dem Kernteil der Zelle auf die eine oder andere Weise abgebrochen worden ist. Dass die äusseren Protoplasmaenden mit den Diplosomen in diesen Fällen atrophiert oder auf anderer Weise ihrer Platz verlassen geht daraus hervor, dass nach dem Differenzierungsstadium, also nach der Lösung der Ganglienzellen von der Aussenfläche, Diplosomen in den zwischen den Keimzellen oder Zapfen-Stäbchenzellen belegenen Partien wie überhaupt die breiten Protoplasmasäulen nicht mehr zu finden sind. Eine einzige Erscheinung, die für eine Zurückziehung der Diplosomen nach dem Zellenzentrum spricht, sind die hier und da aber selten vorkommenden Mitosen in der inneren Körnerschicht. Hier haben wir aber die bipolaren Ganglienzellen, die durch ihre Form und ihre übrigen Verhältnisse andeuten, dass ihre zylinderepitheliale Ursprungsform nur wenig Veränderung erlitten hat und, dass sie also leichter ihre Diplosomen bei ihrer Trennung von der Oberfläche mitgeführt haben können. Dass der innere Zellkörperteil der bipolaren Ganglienzellen sich in einer Nervenfaser fortsetzen kann, wissen wir aus Beobachtungen von mehrere Forschern. Dieser Achsenzylinderfortsatz geht dann in die Nervenfaserschicht über also biegt sich hier rechtwinklig um. Dies deutet nur darauf hin, dass der Achsenzylinderfortsatz von diesem inneren protoplasmatischen Ende der Zylinderzellen ausgeht oder gerade in der Art entsteht, wie ich es für die Ganglienzellen angegeben habe.

Aus meiner historischen Darstellung ergiebt es sich wohl, wie die einzelnen Angaben über die Mitosen von einander abweichen. Ein Forscher findet sie nur in der Keimschicht, ein anderer auch in anderen Schichten, meint aber, dass sie hier zufällig ohne spezielle Bedeutung sind. Ich habe, wie zuvor erwähnt, in dem Epithelstadium und im ersten Anfange des Differenzierungsstadium der Retina die Mitose nur in der äusseren Kernlage beobachten können. Nachdem die Zellen, speziell die bipolaren, sich von der Aussenfläche gelöst haben, treffen wir konstant Kerne in Teilungsstadien in den nächsten Kernreihen. Die Zellen mit diesen Kernen erweisen sich als die künftigen horizontalen Zellen (Tafel II, Fig. 18. Textfigur 10, 11, 12).

Ich kann nicht beurteilen, ob die Tochterzelle, die in der Schicht der horizontalen Zellen hineingeht, entstanden ist, nachdem die Stammzellen ihre Verbindungen nach innen verloren haben. Sie zeigt nämlich keinen deutlichen inneren Fortsatz. Sie wird, wie es scheint, zusammen mit den äusseren Enden der bipolaren Zellen nach innen verschoben. Sie hat, wie die Teilungsfiguren veranschaulichen, ihre Zentralkörperchen mit sich gebracht und vermehren sich, so weit ich sehen kann, wenigstens einmal. Wir treffen, wie wir wissen, die horizontalen Zellen in zwei Reihen an. Die Kerne dieser Zellen zeigen in ihrer Entwicklung eine interessante Formveränderung, die von den veränderten Druckverhältnissen reden, denen sie ausgesetzt sind. Zuerst sind sie oval in radialer Richtung, was auf einen Seitendruck schliessen lässt. Später, gleich nachdem die Zelle ihren bleibenden Platz eingenommen hat, werden sie rund und danach, wenn die innere Grenzlinie der Sehzellen und die innere plexiforme Schicht sich entwickelt hat, zeigen sie eine in radialer Richt-

ung abgeflachte Form. Ein noch später auftretender, dunkelgefärbter und nach der Mitte der Retina zu gerichteter und zugespitzter Protoplasmakegel (Taf. III Fig. 20) deutet möglicherweise auf neue Druckänderungen und vielleicht auch darauf hin, dass das hier reichlicher angesammelte Protoplasma in eine feinere Faser nämlich eine Nervenfaser übergeht.

In der Mitte der inneren Körnerschicht treffen wir, wie gesagt, dann und wann einige Mitosen, die doch sehr abortiv aussehen. Sie beweisen indessen, dass bei den bipolaren Zellen in den Fällen wenigstens, wenn sie mit ihrem äusseren Protoplasmaende die äussere Oberfläche oder Grenzlinie überschreiten, die Zentralkörperchen zu ihren Kernen gezogen worden oder »gewandert» sind. Es kommt mir übrigens so vor, als ob diese Teilungen, bei denen die Chromatinsubstanz spärlich und die Kerne klein auftraten, ganz anomal seien.

Wenn die äusseren Enden der bipolaren Zellen, so wie zuvor die Enden der Ganglienzellen und der amakrinen Zellen, die äussere Grenzfläche verlassen haben, und die Verschiebung der Horizontalzellen nach innen in demselben Zusammenhang vor sich gegangen ist, so sind in der äusseren Schicht der Retina nur die Stammzellen und die an dieser Stelle feinen Radiärfasern zurückgeblieben. Die Teilung der Stammzellen geht noch vor sich, wie die Abbildungen (Taf. I Fig. 6, Taf. II Fig. 18) zeigen. Ob sie sich aber mehr als einmal teilen, kann ich hier nicht beurteilen, doch ist infolge der späteren Anordnung der Sehzellen eine derartige Vermutung nicht von der Hand zu weisen.

Die Abbildung lässt jetzt auf eine grosse Pressung der Zellen schliessen. Einige Zellen, die zu Zapfenzellen geworden sind, treten durch ihre Grösse bedeutend hervor und ihre Kerne behalten ihren Platz an der äusseren Fläche. Die Kerne der übrigen Zellen liegen nach innen von diesen aus und pressen durch Seitendruck auf den inneren Protoplasmateil der Zapfenzellen, so dass diese hier ganz schmal werden und eine Stundenglasform annehmen. Ihre inneren Teile stossen an die horizontalen und bipolaren Zellen an. Die nach innen ausgebreitete Kegelform der inneren Enden der Zapfenzellen und die radial abgeflachten Horizontalzellen zeigen deutlich, dass sie einem Druck in radialer Richtung ausgesetzt gewesen sind. Die inneren Enden der Zapfenzellkegel breiten sich infolgedessen aus und stossen an einander (Taf. II Fig. 12), wodurch dann eine innere Grenzfläche der Sehzellenschicht entsteht (Taf. II Fig. 16), welche solange besteht wie die innere plexiforme Schicht sich entwickelt. Zwischen den Endplatten der Zapfenzellen passieren die hier feinfasrigen Radiärfasern. Die übrigen Sehzellen sind von der inneren Grenzfläche abgesperrt und können sie durch die Zapfenzellenausbreitungen nicht erreichen, sondern bekommen schon früh ihr abgerundetes Protoplasmaende (Taf. II Fig. 12), das sie als Stäbchenzellen immerfort beibehalten. Sämtliche Zellen der Sehzellenschicht gehen in die äussere Grenzfläche, der Linea (Membrana) limitans externa über.

Dadurch dass die Stammzellen die innere Epithelfläche des Augenblattes verlassen haben, sind sie nun gewiss nicht länger ein Zylinderepithel, sie haben jedoch

auch keineswegs ihre epitheliale Natur eingebüsst. Ihr inneres Protoplasmaende ist indessen frei wie bei einer Ganglienzelle, und das äussere gehört der Oberfläche des alten Epithels an. Die Sehzellen treten also mit diesen beiden spezifischen Merkmalen als Zwischenform einer Ganglienzelle und einer Zylinderepithelzelle auf und bilden eine Neuroepithelzelle. Ein drittes Merkmal des Neuroepithels ist der äussere Endapparat, mit dessen Entwicklung das Zuwachsstadium beginnt.

Meine Beobachtungen über die Zapfen und Stäbchen habe ich in den Spezialbeschreibungen mitgeteilt, im folgenden will ich nur eben in Kürze die Entstehungsfrage und die Zapfen- und Stäbchen-Anordnung bei den Fischen berühren.

Auf Taf. II, Figg. 11—14 sehen wir eigentümliche, diplosomenführende Protoplasmaauswüchse von den Zapfenzellen, die ausserhalb der äusseren Fläche der Retina hervorsprossen. Entsprechende, kleinere Auswüchse, die auch Diplosomen tragen und von den zwischenliegenden Stäbchenzellen ausgehen, folgen danach.

Zimmermann hat (1898 Taf. XXIX Figg. 110—112) einige Epithelzellen des menschlichen Uterus wiedergegeben, wovon er sagt: »die freie Oberfläche war meistens stark über das Niveau des Kittleistensnetzes vorgewölbt». Ein Diplosoma »lag in der Oberflächenkuppe und berührte stets die Oberfläche unmittelbar aber nur mit einem Zentralkörper». In einigen Fällen sah er von dem oberflächlichen Zentralkörper einen feinen kurzen Faden ausgehen und frei an der Oberfläche hervorragen. Es entspricht also überhaupt den Verhältnissen unserer Retina. Zimmermann erwähnt eine Sekretanhäufung, hatte aber kein Heraustreten des Sekrets beobachtet. In seiner Fig. 111 dringen zwei Kerne aus der Oberfläche hervor und in die Kuppe hinein, eine Erscheinung, die wir auch von den Zapfenzellen her kennen. Sie giebt in beiden Fällen eher ein Bild von starkem Druck von den Seiten her und nach aussen hin als ein Sekretionsbild. Meiner Meinung nach sind diese Zapfenzellenauswüchse oder Zellsprossen am ehesten, wenn auch nicht im Ganzen, als Erscheinungen aufzufassen, die sich vom Druck der Umgebung herleiten dürften.

Wie ich in meiner Spezialbeschreibung der 125-tägigen Retina und mit meinem Figuren 13, 14, 19, gezeigt habe, stossen diese Auswüchse oder Höcker allmählich an einander, und es bildet sich dadurch, wie Chiewitz (1887) für den Menschen anführt, ein zusammenhängender, »nach aussen gezähnelter Saum». Es sind ganz gewiss die Auswüchse, die Max Schultze meint, wenn er sagt, dass »nach hinten über die Limitans externa hinaus in Form kleiner halbkugeliger Höckerchen von sehr geringen Durchmesser und homogener Beschaffenheit die Anfänge der Stäbchen und Zapfen hervorsprossen». Chiewitz hat sie sehr ausführlich geschildert. Er sieht, wie sie sich zuerst als »kleine Höcker erheben, welche gewöhnlich mit einem spitzen Ausläufer in das Pigmentepithel hineinragen». Er findet es nicht bestätigt, dass sie das Material zu den Aussengliedern geliefert haben können, da ja der Saum meistens verschwunden ist, wenn die Aussenglieder kenntlich werden. Er hält den Saum »für eine 'Cuticula', welche an den äusseren Körnerzellen kurz vor dem Hervorwachsen der Stäbchen-Zapfen gebildet wird». Meine Beobachtungen vom Lachse stimmen überhaupt mit den Chiewitzschen vom Menschen überein.

In den Spitzen der Auswüchse habe ich indessen die Diplosomen mit ihrem feinen Faden gesehen. Auf meinem Material sah ich nicht wie Chiewitz, dass der Saum »allmählich durch die aus den Zellen hervorwachsenden Innenglieder abgehoben wird». Die erstentstandenen Auswüchse entsprachen gewiss den Zapfenzellen, waren aber, nach dem Hervortreten der kleineren dazwischenliegenden Auswüchse, in den Saum übergegangen. In den auf diesem späterhin auftretenden zugespitzten Höckern habe ich kein bestimmtes System der Anordnung gefunden (Fig. 15). Der kleine runde Hügel, der die gefärbten kleinen Körner aufweist und dadurch zuerst deutlich das nach aussen wachsende Zapfeninnenglied anzeigt, steht nicht in seiner Mitte, so weit ich sehen kann, sondern nur an seinen Rändern im Zusammenhang mit den Pigmentepithelfortsätzen (Fig. 17). Der hervorwachsende Zapfen ist auch von den Pigmentkörnerreihen oder Fortsätzen dicht umschlossen. Wenn also der erwähnte Saum, der eine verdichtete, protoplasmatische Decke, eine »Cuticula», bildet, am Aufbau der Zapfen und Stäbchen teilnehmen würde, wäre es nur so, dass er bei Herauswachsen der Zapfen membranartig mit hervorgebracht würde und in die Bedeckung oder die Membran des Zapfes überginge. Als Cuticularbildung zwischen den Zapfen ist sie später nicht zu finden. — Das Aussenglied sprosst aus dem Innenglied hervor.

Ob die Zentralkörperchen, die ich in der Spitze der ersten Zapfen- und Stäbchen-auswüchse vorfand, eine Rolle bei der weiteren Entwicklung der Zapfen und Stäbchen spielen, habe ich nicht verfolgen können. Die naheliegenden Pigmentkörner macht es wohl beinahe unmöglich sie aus diesen immer richtig herauszufinden. Aus meinen Untersuchungen geht indessen deutlich hervor, dass eine eingehendere Kenntnis des Verhaltens der Zentralkörperchen bei den Retinazellen von ganz sicher grosser Wichtigkeit für die Kenntnis der Histogenese der Retina sein würde.

Die musterähnliche Anordnung, die die ausgewachsenen Zapfen bei den Fischen bilden, ist, wie oben gesagt, in der letzteren Zeit von Shafer u. A. studiert und von Beer sogar mit dem Augenspiegel untersucht und abgebildet worden.

Die interessante Veränderung betreffend, die in der Form der Zapfen und Stäbchen bei der wachsenden Fischretina stattfindet, hat Bernard (1902) hervorgehoben, nämlich wie wir in früheren Stadien a) kleine Zapfen, b) Schwalbes Stäbchen und c) ganz ausgebildete Stäbchen haben, zuletzt aber nur zwei Formen a) Stäbchen (*rods*) mit enorm geschwollenen Innengliedern und b) Schwalbes Stäbchen mit ihren langen faserförmigen Innengliedern antreffen. Er nennt die grossen Zapfen hier »*rods*» d. h. Stäbchen, weil er annimmt, dass sie nicht »the morphological equivalents of the cones in the eye of the frog» sind. Er braucht doch zuweilen den gewöhnlichen englischen Terminus »giants cones».

Bernard ist der Meinung, dass der Druck eine bestimmte Rolle in der Entwicklung der verschiedenen Formen der Elemente in der Stäbchen-Zapfenschicht spielt. Selbst bin ich überzeugt, dass der Druck gewissermassen die Form der verschiedenen Endbildungen der Sehzellen aber besonders ihre Anordnung geradezu hervorruft. Die Stellung, die die Sehzellen mit ihren Kernen zu einander

einnehmen, ist es, wie aus meinen Figuren und der Spezialbeschreibung der Sehzellenschicht beim 125-tägigen Lachse hervorgehen dürfte, die die Entwicklungsart der verschiedenen Formen der Endbildungen oder Endorgane anzeigt, und durch den Druck oder durch die Pressung geschieht es, dass die von der inneren bis äusseren Grenzlinie der Sehzellen dominierenden grossen Zapfenzellen, die ihre Kerne am weitesten nach aussen behalten, die Kerne der übrigen Zellen nach innen verschieben und ihren Zuwachs gewissermassen beschränken. Die äusseren Zellteile der Zapfenzellen beherrschen beinahe ganz die äussere Fläche und ihre auswachsenden Zapfen entsprechen in ihrer Grösse den äusseren Zellflächen ihrer Zellen. Die Grenze der Zellflächen selbst kann ich in dieser Zeit nicht wahrnehmen aber durch die tangentiale Durchmesser ihrer Kerne beurteilen (Taf. III, Fig. 24).

Die Mittelzapfenzelle wird von dem umgebenden Ring der Zellen der Zapfenpaare auch gepresst. Dieser Zapfen zeigt sich deshalb vom Anfang an nicht so gross (Taf. III, Figg. 22, 23) und gelangt nie ganz zu derselben Grösse wie die Paarzapfen. Im Zentrum, wohin die Zellen der vier Zapfenpaare konvergieren, finden wir auch wie ein Kern sich (in dem Niveau der Fig. 24 *zwk*, Taf. III) erhalten hat und hier wird ganz natürlich der Raum (Taf. III, Fig. 23 *zw*) von einem Zapfen oder zapfenähnlichen Endorgan, dem Zwischenzapfen eingenommen. Die nächsten Endorgane, die sich hervorarbeiten, gehören den vier Zellen an, deren Kerne nicht so weit nach innen gedrückt worden sind, dass sie nicht in dem Niveau der Fig. 25, Taf. II zu sehen wären. Sie ragen also hervor mit einem Endorgane, das sich gleichmässig breit zeigt oder das ist, was wir Stäbchen zu nennen gewöhnt sind, und nehmen die vorhandenen vier besten Plätze ein, die sich in den Winkeln zwischen zwei Zapfenpaaren radiärwärts vom Mittelzapfen (Taf. III, Fig. 23 *st*) finden und der Lage ihrer Kerne in der Figur 25 entsprechen.

Die Zwischenzapfen sind bei erwachsenen Lachsen nicht als Zapfen anzutreffen. Daher vermute ich, dass ihre Entwicklung eine andere Richtung genommen hat, wodurch ihre Form verändert worden, und dass sie möglicherweise jetzt bei den Stäbchen zu suchen sind. Die grossen Stäbchen werden auch verändert und ganz gewiss zusammen mit den später entwickelten Stäbchen, die zu den Zellen mit den Kernen der inneren Reihe der Sehzellenschicht gehören, und in dem Alter, das meine Lachse hatten, noch nicht hervorgewachsen sind. Sie gehen in die Schwalbeschen Stäbchen über. Ihnen gehörten die feinfasrigen Innenglieder an, die durch die kolossale Entwicklung der Zapfen, — der Paarzapfen und Mittelzapfen, — und durch die damit verbundene Pressung in ihrem Niveau auf die übrigen Endorgane entstanden sind.

Bei den jungen Lachsen (v. 125—150 Tagen) finde ich also grosse paarige Zapfen, Paarzapfen, geringer entwickelte einzelne Zapfen, Mittelzapfen und Zwischenzapfen, und kräftige Stäbchen. Beim erwachsenen Lachse haben wir die ungemein grossen Paarzapfen, die ein wenig kleineren Mittel-

zapfen und die Schwalbes Stäbchen, die um den Mittelzapfen und im Raum, wo der Zwischenzapfen seine Stelle hatte, belegen sind.

Warum die grossen Zapfenzellen vom Anfang an eine derartig herrschende Stellung einnehmen, kann ich natürlich nicht mit Sicherheit bestimmen. Ich sehe aber in den nach innen verschobenen Kernen der Stäbchenzellen nur eine fortgesetzte Erscheinung, die im Epithelstadium der Retina vorherrschend war und im Differenzierungsstadium nicht aufhörte. Die Keim- oder Stammzelle behält ihre Kerne immerfort an der äusseren Fläche bei. Bei der Teilung aber werden die Kerne der Tochterzellen jetzt wie vorher aus Mangel an Raum nach innen geschoben.

In den Zapfenzellen, die gross und dick mit ihren Kernen die äussere Schicht der Sehzellen einnehmen, sehe ich die Nachfolger der Stammzellen und zwar in der Weise, dass sie die letzten Tochterzellen sind, die den Platz der Stammzelle hier behalten, sich aber nicht weiter teilen. Ihre Zentralkörperchen werden mit ihren Auswüchsen nach aussen geführt, womit dann die Zelldifferenzierung zur Zapfenzelle beginnt. Die Stäbchenzellen würden also die letzten oder, wie es beim Lachse scheint, die zwei letzten Tochterzellen mit den nach innen verschobenen Kernen sein.

Die Ursache, die die eigentümliche Anordnung der Zapfen- und Stäbchenzellen bedingt, wage ich jetzt noch nicht zu deuten. Es liegt jedoch klar auf der Hand, dass eine solche regelmässige Anordnung nach bestimmten mechanischen Gesetzen ihre Erklärung finden muss. Die fortgesetzten Zellteilungen zusammen mit der Pressung oder dem Druck nach dem Zentrum des Retinablattes spielt hier ziemlich sicher die wichtigste Rolle.

Die Anordnung der Zapfen und Stäbchen beim Menschen und bei anderen Tieren ist ja verschieden von der, die wir von den Fischen her kennen. Sie zeigt doch immer eine Gesetzmässigkeit, die wahrscheinlich durch vergleichende Untersuchungen erklärt werden kann.

Die Zapfen und Stäbchen wachsen nicht nur allmählich in grösserer Anzahl aus. Sie nehmen auch jedes einzeln für sich und in demselben Verhältnisse wie sämtliche Bildungen in der Retina mehr und mehr zu. Die Fortsätze der Ganglienzellen vergrössern und verzweigen sich. Die zuerst feinfasrigen Radiärfasern wachsen enorm an Umfang wie die Golgi-Bilder von Cajal, Retzius und Aichel zeigen. Meine Figuren 19 und 20 deuten auch die kräftige Entwicklung dieser Müllerschen Radiärfasern an, wenn wir ihre Kerne nebst den nächstliegenden Teilen von links nach rechts verfolgen, und wenn wir sie mit denen beim erwachsenen Lachse vergleichen (Tafel III, Fig. 26).

Nussbaum (1899) sagt in seiner Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges im Graefe-Saemischschen Handbuche: »das Wachstum des inneren Blattes der sekundären Augenblase wird durch Zellvermehrung, durch Zellverschiebung und durch Veränderung der Gestalt und Grösse der Zellen bedingt.« Wenn ich indessen auch glaube, dass ich diese Verhältnisse besonders die Zellverschiebung nicht in derselben Weise wie er betrachte, so scheint es mir doch, dass seine einleitenden

Worte an dieser Stelle auch für meine hier vorgelegten Untersuchungen ganz speziell passend und bezeichnend seien. Sie weisen auf dieselbe Ordnung hin, in der ich oben die Entwicklung der Retina geschildert habe, und führen sogar die drei Stadien, in die ich diese eingeteilt habe, an. Ich meine nämlich, dass mein Epithelstadium durch Zellvermehrung, mein Differenzierungsstadium durch Zellenentbindung und Zellverschiebung und mein Zuwachsstadium, wo sich auch die Zapfen und Stäbchen entwickeln, durch Veränderung der Gestalt und Grösse der Zellen hauptsächlich charakterisiert ist.

Wie lange Zeit hindurch der Randteil der Retina diese mit neuen Zellelementen versorgt, kann ich aus meinen Untersuchungsmaterialien nicht bestimmen, auch kann ich keine Antwort auf die interessante Frage erteilen, ob die Retina immerfort von ihrem Randteile aus regeneriert wird.

Zuletzt fasse ich hier einige Ergebnisse meiner Untersuchungen zusammen.

Die Entwicklung der Retina beginnt in der zentralen oder axialen Partie des distalen Augenblattes und schreitet allmählich randwärts oder æquatorialwärts hin fort.

Die Entwicklung der Retina kann in drei Hauptstadien eingeteilt werden, in 1) das Zylinderepithelstadium, 2) das Differenzierungsstadium und 3) das Zuwachsstadium, in welches auch die Zapfen- und Stäbchenbildung fällt.

In dem Zylinderepithelstadium besteht das distale Augenblatt bis zum Auftreten der ersten Ganglienzelle aus einem einschichtigen Zylinderepithel, das sich zuerst einreihig, dann nach und nach vielreihig darstellt. Die äusserste Schicht des Epithels, »die Keimschicht», ist durch die Kerne der sich teilenden Zellen und die Bündel der diplosomenführenden äusseren Zellenden bezeichnet. Von den Kernen der Tochterzellen bleibt der eine an der äusseren Fläche des Augenblattes zurück und wird zum Kerne einer Stammzelle. Der Kern der anderen Tochterzelle wird meistens nach innen geschoben.

Keimzellen, Neuroblasten und Spongioblasten im His'schen Sinne finde ich hier nicht.

Die Zellen, deren Kerne sich zunächst der äusseren Epithelfläche und dadurch ebenso zunächst den Zentralkörperchen befinden, oder die Stammzellen müssen auch die besten Voraussetzungen für Zellteilungen haben.

Die Protoplasmafüsse in der »Keimschicht» zwischen den Teilen der Stammzellen, wo die Kerne liegen, gehören nicht einer Zelle zu, sondern bestehen aus einem Bündel von Zellenden aus den inneren Zellen einer Zellgruppe.

Die dunkelgefärbten, zugespitzten Protoplasmakegel und die birnenförmigen Kerne gehören mehreren Zellarten in der Retina zu, wie den Zylinderepithelzellen, den Zapfenzellen u. a., und bezeichnen nicht freie His'sche Neuroblasten.

Das Differenzierungsstadium der Retina besteht darin, dass in dem vielreihigen Zylinderepithel einige Zellen von den beiden Grenzflächen der Retina, andere nur von der inneren Grenzfläche der Retina gelöst oder getrennt werden, während die übrigen ihre Verbindungen mit beiden Flächen beibehalten. Die erst. genannten Zellen werden Ganglienzellen und sind verschiedenartig je nach der Lage ihres Kernes und nach ihrer Lösungszeit, die an zweiter Stelle aufgeführten werden zu Neuroepithelzellen (Sehzellen) und die letzterwähnten bleiben Epithelzellen oder Radiärfasern.

Bei den grossen Ganglienzellen und den amakrinen Zellen wenigstens wird die protoplasmatische Verbindung zwischen den an der äusseren Oberfläche belegenen Diplosomen und dem Teile der Zelle, wo der Kern liegt, auf die eine oder andere Weise abgebrochen.

Die bipolaren Ganglienzellen deuten durch ihre Form und ihre übrigen Verhältnisse an, dass ihre zylinderepitheliale Ursprungsform in ihrem Übergang zur Ganglienzelle nur wenig Veränderung erlitten hat.

Die bestehende Zylinderepithelzelle oder die Müllersche Radiärfaser nimmt überhaupt eine zentrale Stellung in der Entwicklung der Retina ein. Ihm am nächsten liegen nach aussen und nach innen die bipolaren Zellen, von ihren Kernen repräsentiert, und in der Form am wenigsten differenziert. Dann folgen nach innen die amakrinen und nach aussen die horizontalen Zellen, die einander entsprechen können. Nach innen von den amakrinen Zellen und nach aussen von den horizontalen aus schliesst sich das Endgebiet der bipolaren Zellen an. Am weitesten vom Mittelplan der Retina liegen nach innen die Ganglienzellen mit ihren Nervenfasern und nach aussen die Neuroepithelzellen mit den Zapfen und Stäbchen.

Am Schluss des Differenzierungsstadium werden einige Tochterzellen nach innen von der Keimschicht aus verschoben, können sich dann teilen und werden Horizontalzellen. Die Stammzelle teilt sich auch nachher. Diese Tochterzellen aber bleiben jetzt in der Sehzellenschicht.

In der Sehzellenschicht stossen vom Anfang des Zuwachsstadium an sämtliche Zellen an die Linea (Membrana) limitans externa. Die Zapfenzellen sind durch die Lage ihrer Kerne an der äusseren Grenzlinie die Nachfolger der Stammzellen in der Sehzellenschicht. Die Stäbchenzellen sind die Tochterzellen mit den nach innen verschobenen Kernen.

Bei den jungen Lachsen von 125—150 Tagen sind grosse, paarige Zapfen, Paarzapfen, geringer entwickelte, einzelne Zapfen, Mittelzapfen und Zwischenzapfen und kräftige Stäbchen zu treffen, beim erwachsenen Lachse ungemein grosse Paarzapfen, ein wenig kleinere Mittelzapfen und Schwalbes Stäbchen mit fasrigen Innengliedern.

Die Paarzapfenzellen und Mittelzapfenzellen, wohl kaum die Zwischenzapfenzellen, aber nicht die übrigen Zellen der Sehzellenschicht reichen bis zur inneren Grenzlinie der Schicht hin.

Zuäusserst liegen in demselben Niveau die Kerne der Paar- und Mittelzapfenzellen, ein wenig nach innen davon die der Zwischenzapfenzellen, dann folgen die Kerne der Gruppe von den vier ersten Stäbchenzellen und zuletzt die Kerne der übrigen Zellen, nämlich der der später entwickelten Stäbchen.

Die musterähnliche Anordnung der Zapfen und Stäbchen (Taf. III Fig. 23), die ein Ausdruck von ihrer successiven Entwicklung sind, stehen in direktem Verhältnisse zu den Lagen der Zellen und Kerne in der Sehzellenschicht.

Das Entstehen der Zapfen und Stäbchen ist eingeleitet dadurch, dass zuerst von den grossen Zapfenzellen, dann von den zwischenliegenden Zellen protoplasmatische Auswüchse über die Linea limitans externa hervorsprossen, die die Diplosomen an ihren Oberflächen oder Spitzen führen. Die Auswüchse schliessen sich cuticulaähnlich zusammen und zeigen dann einige unregelmässig angeordnete, mit den Pigmentzellenfortsätzen verbundene Erhabenheiten. Vom äusseren Zentralkörperchen des Diplosoma geht im Allgemeinen ein feiner Faden frei aus.

Die erste Anlage der Zapfen treten durch kleine körnerführende Hügel hervor, die in ihrer Umgebung, nicht in ihrer Mitte, mit den pigmentkörnerführenden Fortsätzen der Pigmentzellen in Verbindung stehen.

Das Zylinderepithelstadium ist also durch Zellvermehrung, das Differenzierungsstadium durch Zellentbindung und Zellverschiebung und das Zuwachsstadium durch Hervorwachsen der Endorgane der Sehzellen, der Zapfen und Stäbchen, und durch Veränderung der Gestalt und Grösse sämtlicher Zellen der Retina hauptsächlich charakterisiert.

(Der Gesellschaft vorgelegt am 9. December 1903.)

(Fertiggedruckt d. 11 Februar 1904.)

Litteraturverzeichnis.

Aichel, Otto. Zur Kenntnis des histologischen Baues der Retina embryonaler Teleostier. Inaug.-Dissert. Erlangen 1896.

Altmann, R. Über embryonales Wachstum. Leipzig 1881.

Babuchin. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges besonders der Retina. Würzburger Naturwiss. Zeitschrift. Bd. IV. 1863.

Beer, Theodor. Die Accommodation des Auges in der Thierreihe. Wiener klinisch. Wochenschrift. Jahrg. 1898. N:o 42.

Bernard, H. M. Studies in the Retina Quarterly Journal of Microscop. Science. Volume 43. New. Ser. 1900. Vol. 44. N. S. 1901. Vol. 46. N. S. 1902.

Bethe, Albrecht. Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.

Borysiekiewicz, M. Untersuchungen über den feineren Bau der Retina. Wien 1887.

Cajal, S. Ramon y. A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle épinière du poulet? Anat. Anzeiger. V. Jahrgang, 1890.

Cajal, S. Ramon y. Die Retina der Wirbelthiere. Untersuchungen mit der Golgi-Cajal'schen Chromsilbermethode und der Ehrlich'schen Methylenblaufärbung. Übersetzt von Richard Greeff. Wiesbaden 1894.

Chievitz, J. H. Die Area und Fovea centralis retinæ beim menschlichen Foetus. Internationale Monatschrift für Anatomie und Physiol. Bd. IV. 1887.

Ebner, v. Victor. A. Koellikers Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6:te Auflage. III Band. 2 Hefte. Leipzig 1902.

Embden, G. Primitivfibrillenverlauf in der Netzhant. Archiv für mikr. Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. 57. 1901.

Falchi, Francesco. Ueber die Histogenese der Retina und des Nervus opticus. Archiv für Ophthalmologie. Bd. 34. 1888.

Greef, R. Mikroskopische Anatomie des Sehnerven und der Netzhaut. Graefe-Saemisch. Handbuch der gesamten Augenheilkunde. II Aufl. Leipzig 1900.

Hensen, Victor. Die Entwicklungsmechanik der Nervenbahnen im Embryo der Säugetiere. Ein Probeversuch. Kiel und Leipzig 1903.

Hensen. Victor. Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift für Anat. und Entwicklungsgeschichte. Leipzig 1875—76.

His, Wilhelm. Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904.

His, Wilhelm. Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abhandl. d. Math. Phys. Cl. d. k. sächsischen Gesells. d. Wiss. XV Bd. 1890.

His, Wilhelm. Über das Princip der organbildenden Keimbezirke und die Verwandtschaft der Gewebe. Archiv f. Anat. und Entwicklungsgesch. 1901.

Koganeï, J. Untersuchungen über die Histogenese der Retina. Archiv f. Mikr. Anat. Bd. 23. 1884.

Kupfer, C. Die Entwicklung der Retina des Fischauges. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften. 1868. N:o 41.

Levi, Guiseppe. Osservazioni sullo sviluppo dei coni e bastoncini della retina degli Urodeli. Lo Sperimentalo (Arch. Biol. norm. e patol.) Anno 54. 1900. Fasc. 6 und in Monitori zool. ital. XII. Anno N:o 6 1901. Citiert nach E. Kallius. Sehorgan. Ergebn. der Anat. und Entwickl. Bd. X. 1900.

Löwe, Ludwig. Die Histiogenese der Retina nebst vergleichenden Bemerkungen über die Histiogenese des Central-Nervensystems. Arch. f. Mikr. Anat. Bd. 15. 1878.

Mall, F. Histogenesis of the retina of amblystoma and necturus- Journal of Morphology. Vol. VIII. 1893.

Merk, Ludwig. Ueber die Anordnung der Kerntheilungsfiguren. Sitzungsbericht d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. XCII. Abt. 1885.

Merk, Ludwig. Die Mitosen im Centralnervensysteme. Ein Beitrag zur Lehre vom Wachstume desselben. Bd. LII. der Denkschriften d. Math. Naturw. Cl. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. 1887.

Nussbaum, M. Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe-Saemisch Handbuch der gesamten Augenheilkunde. II Auflage. 1899.

Ogneff, J. Histiogenese der Retina. Centralblatt für die medicinischen Wissensch. 1881. N:o 35.

Rauber, A. Die Kerntheilungsfiguren im Medullarrohr der Wirbelthiere. Archiv f. Mikrosk. Anat. Bd. 26. 1886.

Retzius, Gustaf. Die Neuraglia des Gehirns beim Menschen und bei Säugethieren. Biologische Untersuchungen. Neue Folge VI. 1894.

Retzius, Gustaf. Zur Kenntniss der ersten Entwicklung der nervösen Elemente im Rückenmarke des Hühnchens. Biologische Untersuchungen. Neue Folge 1893.

Schafer, G. D. The Mosaic of the Single and Twin Cones in the Retina of Micropterus salmoides. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 10. 1900.

Schenk, S. L. Zur Entwicklungsgeschichte des Auges der Fische. Sitzungsberichte des Math. Naturw. Cl. d. k. Akad. d. Wiss. LV Bd. II Abt. 1867.

Schultze, Max. Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und des Thiere. Leipzig 1871.

Tartuferi, F. Sull' anatomia della retina. Internation. Monats. f. Anat. u. Phys. Bd. IV. 1887.

Würzburg, Arthur. Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethier-Auges. Arch. f. Augen- und Ohrenheilkunde. Bd. V. 1876.

Tafelerklärungen.

Erklärung der Bezeichnungen sowohl in der Figuren der Tafeln als in den Textfiguren.

agl, Äussere Grenzlinie der Sehzellen des Randteils der Retina.
aiks, Äussere Abteilung der inneren Körnerschicht.
aks, Äussere Körnerschicht.
apls, Äussere plexiforme Schicht.
as, Schicht der amakrinen Zellen.
az, Amakrine Zellen.
bez, Zylinderepithelzellen oder bipolare Epithelzellen.
bis Schicht der bipolaren Zellen.
bz, Bipolare Zellen
gl, *glz*, Ganglienzellen.
gls, Ganglienzellenschicht.
hos, Schicht der horizontalen Zellen.
hz, Horizontale Zellen.
igl, Innere Grenzlinie der Sehzellen.
iiks, Innere Abteilung der inneren Körnerschicht.
iks, Innere Körnerschicht.
ipls, Innere plexiforme Schicht.
iz, Innenglied des Zapfens.
ks, Keimschicht.
kz, Keimzellen.
le, Linea s, Membrana limitaus externa.
Mz, Mittelzapfen.
nfs, Sehnervenfaserschicht.
pb, Proximaler Augenblatt.
ph, Protoplasmaauswuchs der Sehzellen.
pk, Protoplasmakegel.
ps, Pigmentschicht.
pz, Paarzapfen.
pzk, Paarzapfenzellkern.
pzz, Paarzapfenzelle.
rf, Radiärfaser oder MÜLLER'sche Stützzelle.
rt, Randteil der Retina.
st, Stäbchen.
sta, Stäbchenanlage.
stk, Kern der Stäbchenzelle.
stz, Stäbchenzelle.
szs, Sehzellenschicht.
z, Zapfen.
za, Zapfenanlage.
zeb, Epithelzellenendbündel (mit Diplosomen).
zf, Inneres Fussende der Zapfenzelle.
zk, Kern der Zapfenzelle.
zp, Zapfenpaar.
zph, Zellen mit dunkelgefärbten Protoplasmakegel.
zw, Zwischenzapfen oder Zapfen-Stäbchen.
zz, Zapfenzelle. (Links in Fig. 22 Zwischenzapfen.)

Sämtliche Figuren sind mit den ZEISSschen Apochromatischen Systemen und Comp. Ocularen, die bei jeder Figurenerklärung angegeben sind, unter Benützung des ABBEschen Zeichenapparates entworfen und nachher die Details gezeichnet.

Tafel I.

Fig. 1. Radiärschnitt der Retina eines Lachsembryos von 50-tägen. Das Epithel ist vom Rande bis zur Mitte der Retina mit zunehmender Mehrreihigkeit zu verfolgen. Zellen mit dunkel-

gefärbten zugespitzten Protoplasmakegel in der dritten Kernreihe von innen gerechnet in der Mitte der Retina. Reichliche Mitosen in der Keimschicht. Zeiss. 8 Comp. Oc. 4.

Fig. 2. Radiärschnitt der Retina eines Lachsembryos von 50 Tagen. Zeigt eine Keimepithelzelle mit protoplasmatischer Basis nach der äusseren Fläche und mit Protoplasmakörper nach der inneren Fläche. Viele Zellen mit protoplasmatischer Verlängerung nach aussen und nach innen. Die Zellen mit den am weitesten nach innen gelegenen Kernen sind nach innen zu gefusst. Zeiss Hom. Im. 2. Comp. Oc. 4.

Fig. 3. Radiärschnitt der Retina eines Lachsembryos von 50 Tagen. Zeigt von einer anderen Stelle und mit höherer Vergrösserung so wie Fig. 2. Zeiss Hom. Im. 2. Comp. Oc. 8.

Fig. 4. Flächenbild der äusseren Oberfläche des distalen Augenblattes nahe am Rande der Retina eines Lachsembryos von 50 Tagen. Zeigt die hexagonalen Enden des Zylinderepithels mit Diplosomen. Die Keimzelle ohne Diplosoma. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 4.

Fig. 5. Flächenbild wie Fig. 4 aber weiter nach der Mitte der Retina hin genommen. Die Zellen überhaupt kleiner. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 4.

Fig. 6. Radiärschnitt der Retina eines Lachses von 70 Tagen. Der undifferenzierte Teil ist noch ganz gross. Zeiss 8 Comp. Oc. 4.

Fig. 7. Ein Stück von den äusseren Teilen des mehrreihigen Randteils der Retina eines 70-tägigen Lachses. Zeigt die Keimschicht mit äusseren Teilen der Keimzellen und zwischen ihnen liegende, diplosomenführende Endbündel der Zylinderepithelzellen mit nach innen belegenen Kernen. Keimzellen in verschiedenen Teilungsstadien. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 4.

Fig. 8. Äussere Teile einiger Keimzellen und dawischenliegende diplosomenführende, fasrige Zellenbündel, die fussähnliche Zellplatten an der äusseren Oberfläche des Epithels bilden. Drei Zellen liegen mit ihren äusseren Epithelenden an einander Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 9. Radiärschnitt der Retina eines Lachses von 90 Tagen. Der Randteil der Retina ist kleiner. Die Differenzierung ist also viel weiter randwärts erreicht. Zeiss Apoch. Syst. 8. Oc. 4.

Tafel II.

Fig 10. Diaster einer Keimzelle. Die Zelle nimmt deutlich teil an der Oberfläche des Augenblattepithels. Ihr innerer Teil ist weit nach innen zu verfolgen. Zwei bipolare Zellen oder Zylinderepithelzellen mit deutlichen protoplasmatischen Verbindungen zu der äusseren Oberfläche. Nach innen zeigen sie den zugespitzten gefärbten Protoplasmakegel. Lachs von 70 Tagen. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 4.

Fig. 11. Der äussere Übergangsteil der Retina von der Keimschicht einerseits zur Sehzellenschicht anderseits zur inneren Körnerschicht besonders der Schicht der horizontalen Zellen. Die innere Grenzlinie der Sehzellenschicht ist nach rechts zu im Begriffe zu entstehen. Lachs von 70 Tagen. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 4.

Fig. 12. Neugebildete Sehzellenschicht mit protoplasmatischem diplosomenführendem Auswuchse der Zapfenzellen. Die äusseren Teile der Zapfenzellen zeigen die nach innen zugespitzte gefärbte Protoplasmakegel, deren Spitze mit den ungefärbten inneren Teilen der Zapfenzellen zusammenhängen (Siehe Fig. 16). Die Stäbchenzellenden sind abgerundet und dunkelgefärbt. Lachs von 70 Tagen. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 13. Neugebildete Sehzellenschicht, ein wenig weiter als in Fig. 12 entwickelt. Die Protoplasmaauswüchse sind nach links höher. Nach rechts sind sie nicht länger zu unterscheiden. Die Pigmentschicht ist erhöht, loser geworden und intimer mit den protoplasmatischen Auswüchsen der Sehzellen verbunden. 70-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 4.

Fig. 14. Sehzellenschicht in der Gegend des linken Teils der Fig. 13. 70-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 15. Sehzellenschicht in der Gegend des rechten Teils der Fig. 13. 70-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 16. Optisches Flächenbild von der inneren Grenzlinie der Sehzellenschicht in der Gegend der Fig. 12. 70-tägiger Lachs. Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 17. Radiärschnitt der Sehzellenschicht eines 70-tägigen Lachses, wo die erste Bildung der Innenglieder der Zapfen sich durch eine abgegrenzte Partie von gefärbten Körnern kunde giebt. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 18. Radiärschnitt des Randteils der Retina eines Lachses von 125 Tagen. Die Differenzierung ist noch näher an den Rand als in Fig. 9 gekommen. Figg. 18, 19 und 20 folgen unmittelbar von einander vom Rande nach der Mitte der Retina und sind nach demselben Schnitte gezeichnet. Zeiss Apochr. 8. Oc. 4.

Fig. 19. Radiärschnitt der Retina eines Lachses von 125 Tagen. Unmittelbare Fortsetzung des Schnittes in Fig. 18 nach der Mitte der Retina. Zeiss Apochr. 8. Oc. 4.

Tafel III.

Fig. 20. Radiärschnitt der Retina eines Lachses von 125 Tagen. Unmittelbare Fortsetzung des Schnittes in Fig. 19 nach der Mitte der Retina. Zeiss Apochr. 8. Oc. 4.

Fig. 21. Radiärschnitt der Sehzellenschicht von Fig. 19 in der Mitte nach rechts. Zapfen sowohl grössere als zwischen ihnen liegende, kleinere sind in Entwicklung. 125-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 22. Radiärschnitt der Sehzellenschicht von Fig. 20 nach rechts. Zeigt junge grössere Paarzapfen, *pz*, kleinere, hellere Mittelzapfen, *mz*, und Zwischenzapfen, *zz* (links in der Figur), sammt die ersten Stäbchen, *st*. Die Zapfenzellen besitzen grosse Kerne. Ihr Protoplasmakegel ist jetzt nicht so dunkelgefärbt wie in Fig. 12 und setzt sich deutlich im inneren trompetenähnlichen erweiterten auch ein wenig gefärbten Zapfenzellteile fort. 125-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 23. Tangentialschnitt in der Höhe der Zapfen von einer Gegend in der Fig. 20 ungefähr der Lage der Fig. 22 entsprechend. Die grossen Zapfen bilden Paare, *zp*, vier Paare um einem Mittelzapfen, *mz*, der am nächsten von vier Stäbchen, *st*, umgegeben ist. Die Stäbchen liegen in dem Winkel zwischen zwei Zapfenpaaren. In der Winkelspitze liegt der Zwischenzapfen, *zw*. 125 tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2.

Fig. 24. Tangentialschnitt in der Höhe des dicksten Teils der Zapfenzellkerne von einer Gegend in der Fig. 20 ungefähr der Lage der Fig. 22 entsprechend. Die Zellendurchschnitte scheinen durch ihre Anordnung an den Paarzapfen, den Mittelzapfen und den Zwischenzapfen anzugehören. 125-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

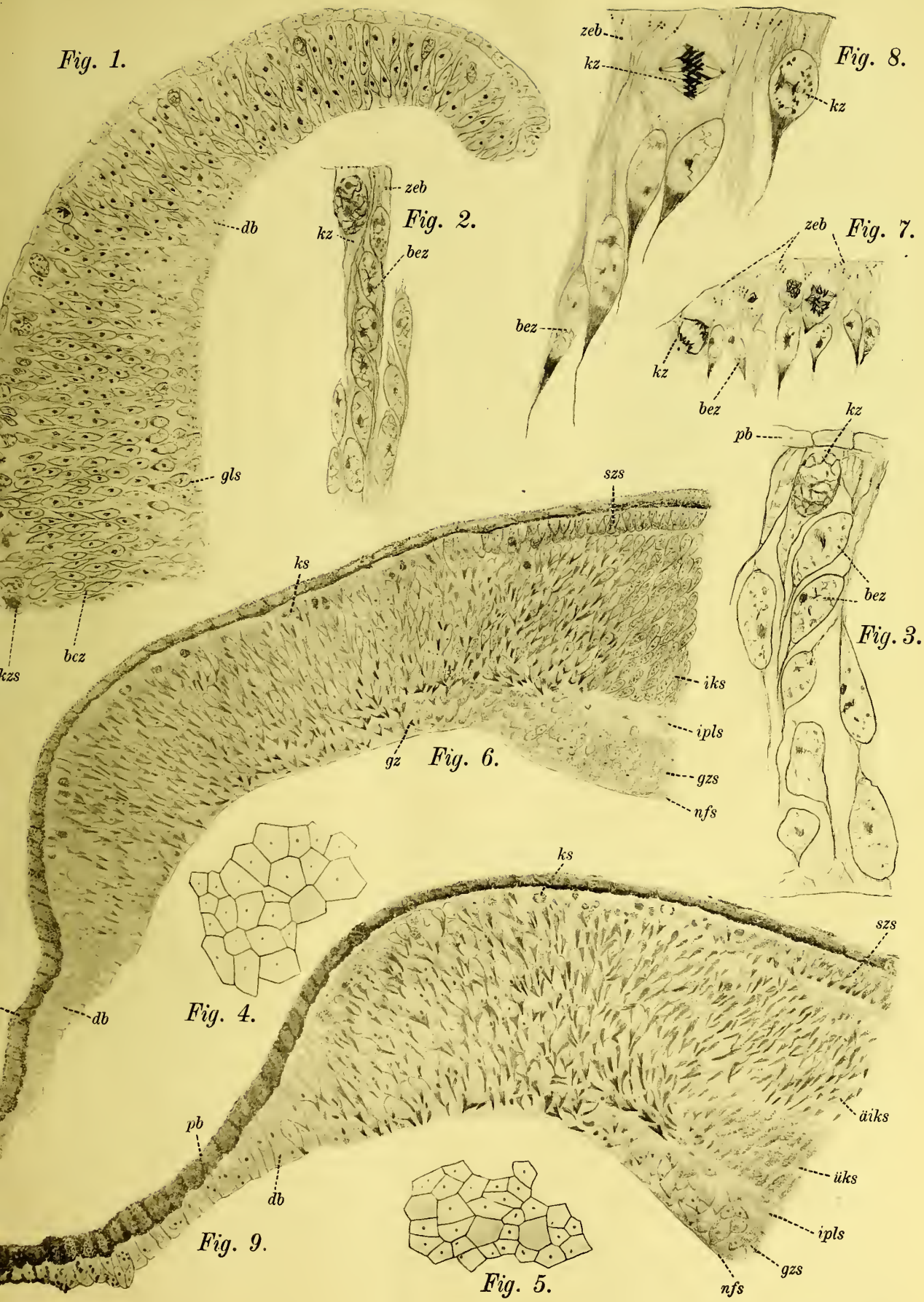
Fig. 25. Tangentialschnitt in der Höhe des inneren nahe am Kerne belegenen Protoplasmakegels der Zapfenzellen, die sich auf den Schnitten dunkel zeigen. Die getroffenen Kerne gehören den vier Stäbchenzellen und den Zwischenzapfen zu. 125-tägiger Lachs. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.

Fig. 26. Radiärschnitt der Retina eines erwachsenen Lachses. Viele Zapfenpaare sind im Schnitte getroffen. Zeiss Apochr. 4. Oc. 4.

Fig. 27. Radiärschnitt der Sehzellenschicht der Retina eines erwachsenen Lachses in höher Vergrösserung. Zeiss Hom. Im. 2 Oc. 4.

Fig. 28. Radiärschnitt eines Zapfenpaares von der Sehzellenschicht eines erwachsenen Lachses. Zeiss Hom. Im. 2 Oc. 4.

Fig. 29. Tangentialschnitt der Retina eines erwachsenen Lachses in der Höhe der Aussenglieder der Zapfen. Zeigt nur Paarzapfen und Mittelzapfen. Die Stäbchendurchschnitte sind nur punktförmig, jeder einzelne kaum wahrzunehmen. Zeiss Hom. Im. 2. Oc. 8.



Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal, Stockh.

Fig. 10.

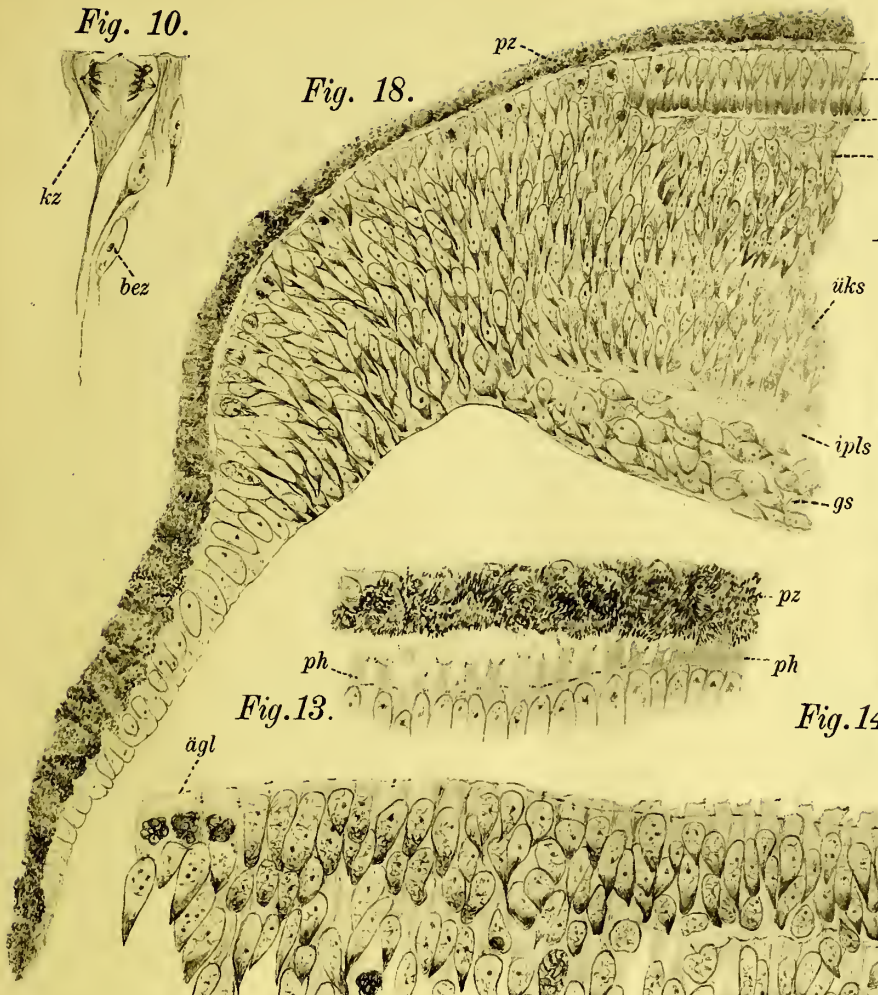


Fig. 18.

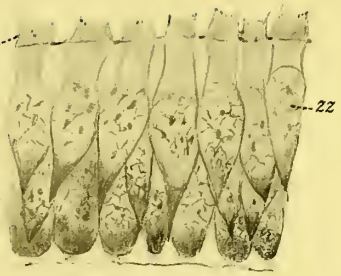


Fig. 12.

Fig. 13.

Fig. 14.

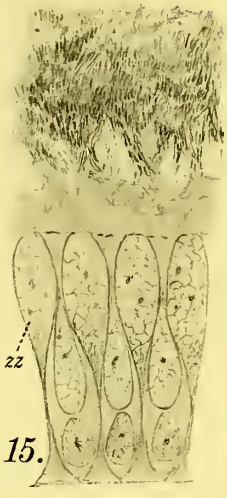


Fig. 15.

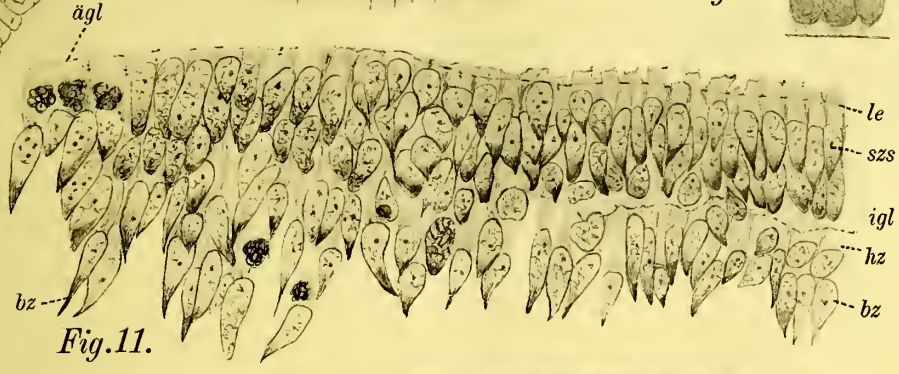


Fig. 11.

Fig. 16.

Fig. 19.

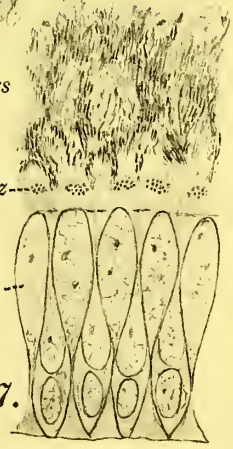


Fig. 17.

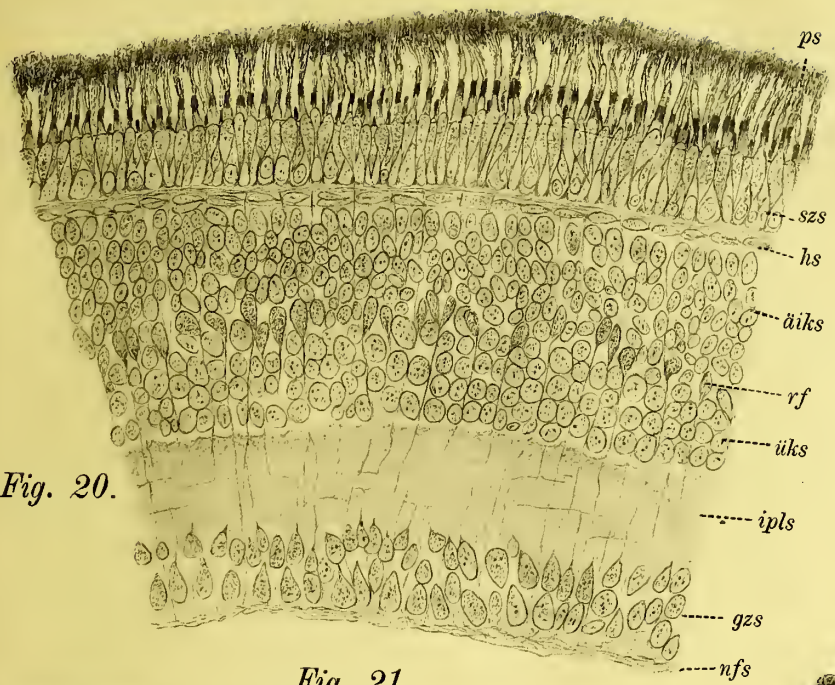


Fig. 20.

Fig. 21.

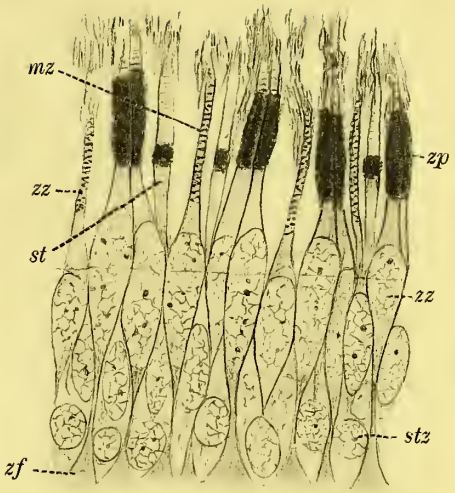
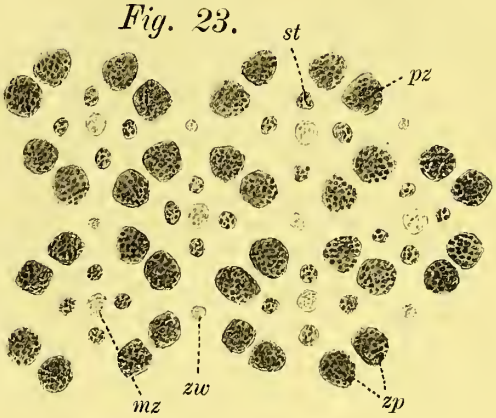


Fig. 22.

Fig. 23.



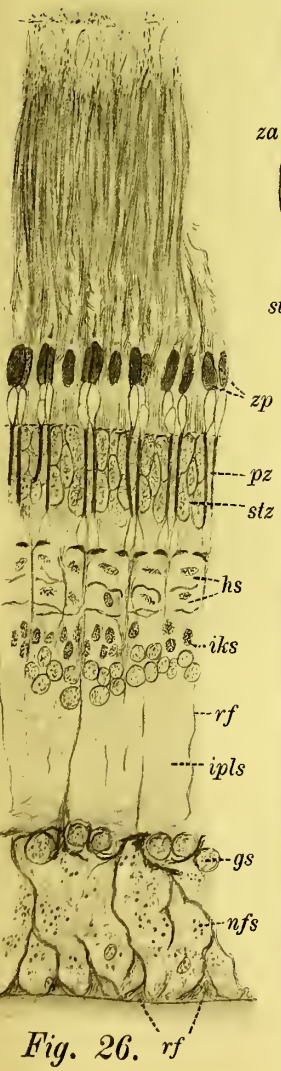
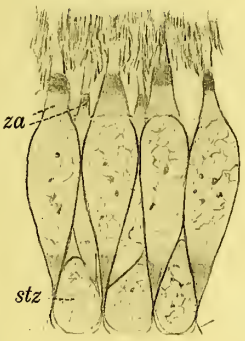


Fig. 26.



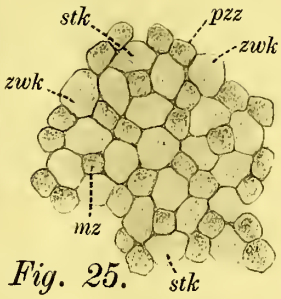


Fig. 25.

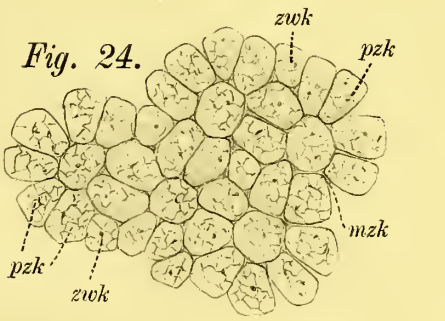


Fig. 24.

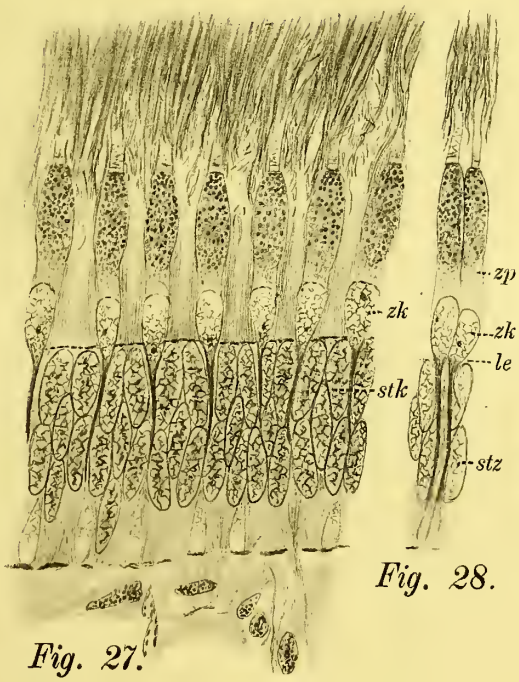


Fig. 27.

Fig. 28.

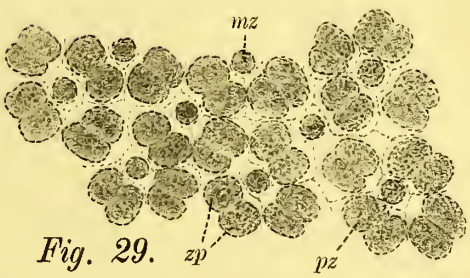


Fig. 29.

L. Bergklint gez.

Ljustr. A. B. Lagrelius & Westphal, Stockh.